

# HISTORIA NATURAL

Tercera Serie | Volumen 2 (1) | 2012/139-153

## *Holmbergphaga*, UN NUEVO GÉNERO DE TYRANNIDAE (AVES, PASSERIFORMES) SUDAMERICANO

*Holmbergphaga*, a new genus of South American Tyrannidae (Aves, Passeriformes)

Juan Carlos Chebez<sup>1†</sup> y Federico L. Agnolin<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup>Fundación de Historia Natural "Félix de Azara". Departamento de Ciencias Naturales y Antropología. CEBBAD - Universidad Maimónides. Hidalgo 775 piso 7 (C1405BDB), Buenos Aires, Argentina.

<sup>2</sup>Laboratorio de Anatomía Comparada y Evolución de los Vertebrados. Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia". Av. Ángel Gallardo 470 (C1405BDB), Buenos Aires, Argentina. fedeagnolin@yahoo.com.ar

†31/10/1962-15/5/2011



**Abstract.** The genus *Serpophaga* currently consists on 5 tyrannid Passeriformes species of small size and homogeneous behaviour and colouration. However, a detailed overview of plumage pattern, nest morphology, and other behavioral traits allow to suggest the non-monophyletic nature of the genus. In the present paper, the species *Serpophaga cinerea*, *S. hypoleuca* and *S. nigricans* are excluded from the genus *Serpophaga* and are clustered in the new generic entity *Holmbergphaga* nov. This new taxon is here obtained as more closely related to tyrannids that inhabit open environments and wetlands, such as *Culicivora* and *Polystictus* than to *Serpophaga*, conforming the new clade Culicivorina. In consequence, *Serpophaga* is restricted to the species *S. griseicapilla* and *S. subcristata*. Finally, a new arrangement of the genera composing the Tribe Serpophagini is here proposed.

**Key words.** Tyrannidae, Elaeniinae, Serpophagini, *Serpophaga*.

**Resumen.** El género *Serpophaga* actualmente consiste en unas 5 especies de Passeriformes tiránidos de pequeño tamaño y comportamiento y plumaje relativamente homogéneos. Sin embargo, una revisión detallada de los patrones de plumaje, tipos de nidificación y otros rasgos etológicos permiten arrojar dudas acerca de la monofilia y composición taxonómica de dicho género. En el presente trabajo, las especies *Serpophaga cinerea*, *S. hypoleuca* y *S. nigricans* son excluidas del género *Serpophaga* y son agrupadas en una nueva entidad genérica denominada como *Holmbergphaga* nov. Este nuevo taxón se relaciona más cercanamente a tiránidos de ambientes abiertos y pajonales como ser *Culicivora* y *Polystictus* que al género *Serpophaga*, conformando el nuevo clado de los Culicivorina. En consecuencia, *Serpophaga* se considera restringido a las especies *S. griseicapilla* y *S. subcristata*. Finalmente se propone un nuevo ordenamiento taxonómico de los géneros incluidos dentro de la Tribu Serpophagini.

**Palabras clave.** Tyrannidae, Elaeniinae, Serpophagini, *Serpophaga*.

## INTRODUCCIÓN

El género *Serpophaga* fue erigido por Gould (1841), tomando como tipo a la especie *Serpophaga subcristata* (Vieillot, 1817). Gould incluyó asimismo dentro de *Serpophaga* a las especies *S. nigricans*, *S. subcristata* y *S. parulus* (esta última actualmente incluida en el género *Anareites*). Posteriormente, diversos autores incluyeron dentro de *Serpophaga* una gran variedad de tiránidos pequeños y de aspecto externo semejante, haciendo de este género un ensamble heterogéneo de especies, que llegó a incluir a unas 11 entidades específicas diferentes (Hellmayr, 1927; Meyer De Schauensee, 1966). Estudios posteriores demostraron la polifilia de *Serpophaga*, y actualmente existe un consenso general que considera a este género como compuesto por unas 5 o 6 especies (Ridgely y Tudor, 1994; Herzog y Mazar Barnett, 2004; Straneck, 2007).

*Serpophaga* en sentido amplio, ha sido incluido por la mayor parte de los autores en el grupo de los serpofaginos (Serpophagini aquí), el cual asimismo incluye a los géneros *Anairetes*, *Mecocerculus*, *Culicivora*, *Pseudocolopteryx*, *Stigmatura* y *Polystictus* (Ihering, 1904; Berlepsch, 1907; Hellmayr, 1927; Ohlson *et al.*, 2008; Tello *et al.*, 2009). Del mismo modo, existe consenso en considerar a todos los serpofaginos como conformando parte de la subfamilia Elaeniinae, agrupación que incluye una gran variedad de géneros y especies de pequeños tiránidos (Traylor, 1977; Fitzpatrick *et al.* 2004). Todos los serpofaginos son de aspecto externo relativamente homogéneo, se caracterizan por presentar un plumaje oliváceo, gris o amarillento, un pico agudo y comprimido, hábitos arbóricolas y un tipo de nido en forma de taza (Sclater, 1888; Ihering, 1904; Traylor, 1977).

Dentro de los Serpophagini existe un pequeño grupo de especies usualmente inclui-

das dentro de *Serpophaga* que se distinguen claramente de los restantes géneros de la Tribu. Se trata de las especies *S. nigricans* (Vieillot, 1817), *S. hypoleuca* Sclater & Salvin, 1866 y *S. cinerea* (Tschudi, 1844), los cuales se diferencian por presentar un plumaje oscuro, de tonos negruzcos o grisáceos, un tipo único de nidificación, y hábitos palustres, que los distinguen de los restantes elaeninos (Fitzpatrick *et al.* 2004).

El objetivo del presente trabajo es el de establecer un nuevo género para algunas de las especies previamente incluidas dentro de *Serpophaga*, así como el de proponer un ordenamiento taxonómico dentro de los Serpophagini, sobre la base de la evidencia brindada por los caracteres externos del tegumento, así como por comportamiento y hábitos de vida.

## MATERIALES Y MÉTODOS

Los Passeriformes, incluyendo los Tyrannidae han sido considerados por la gran mayoría de los autores como extremadamente homogéneos en lo que a caracteres osteológicos respecta. En efecto, solo escasos caracteres, de dudosa polarización, han sido utilizados a la hora de definir clados supragenéricos dentro de la familia (Traylor, 1977). Es así, que debido a la similitud entre los caracteres esqueléticos de las diferentes especies y géneros, los estudios realizados con el fin de esclarecer las relaciones filogenéticas dentro de los Tyrannidae han sido mayormente basados en evidencia molecular (Ericson *et al.*, 2006; Ohlson *et al.*, 2008; Rheindt *et al.*, 2008; Tello *et al.* 2009) o caracteres tegumentarios y etológicos (Traylor, 1977; Lanyon, 1988; Fitzpatrick, 1980, 1985; Fitzpatrick *et al.*, 2004). Dentro de estos últimos, el tipo de ambiente frecuentado, así como los hábitos de nidificación han sido

propuestos como de alto valor sistemático, a la hora de definir diferentes entidades genéricas y supragenéricas (Ihering, 1904; Fitzpatrick, 1980, 1985; Fitzpatrick *et al.*, 2004).

Existe un consenso general en considerar grandes agrupaciones monofiléticas dentro de los Tyrannidae, una de las cuales es denominada como Elaeniinae, la cual abarca entre otras, al pequeño grupo de los serpofaginos (Traylor, 1977; Fitzpatrick, 1980; Fitzpatrick *et al.*, 2004). Este grupo, aquí tratado como Serpophagini, incluye unos 7 géneros de características relativamente homogéneas en lo que a su plumaje se refiere (Smith, 1971; Traylor 1977; Lanyon, 1988; Fitzpatrick *et al.*, 2004; Ericson *et al.*, 2006; Ohlson *et al.*, 2008; Rheindt *et al.*, 2008; Tello *et al.*, 2009). Sin embargo, a pesar del acuerdo general de los autores en considerar a Serpophagini como un grupo monofilético, las relaciones filogenéticas entre los diferentes géneros comprendidos en dicha agrupación taxonómica distan de ser claras, y no existe un consenso claro acerca del ordenamiento sistemático entre los serpofaginos.

El presente análisis se focaliza en los caracteres tegumentarios externos y etológicos de los serpofaginos. En efecto, la mayor parte de los géneros y especies de Tyrannidae reconocidos al día de la fecha han sido basados sobre dichos caracteres, al igual que gran parte de las agrupaciones supragenéricas. Lamentablemente, numerosas especies de serpofaginos se encuentran aún muy pobremente conocidas, y las observaciones acerca de su comportamiento, nidificación, e inclusive aspecto externo son generalmente saltuarias y corresponden a menciones esporádicas y observaciones fortuitas efectuadas por viajeros u ornitólogos de campo. De este modo, aunque los datos disponibles sean aún incompletos, hemos realizado un análisis cladístico con los da-

tos disponibles, con la finalidad de testear la posición filogenética y arreglo sistemático de los Serpophagini sudamericanos.

Con el propósito de determinar las relaciones filogenéticas de los Serpophagini hemos efectuado una matriz de datos incluyendo 32 taxones y 20 caracteres (véase Apéndices 1-2), la mayor parte de los cuales han sido extraídos de información previamente publicada. El análisis resultante fue efectuado mediante NONA (Goloboff *et al.*, 1993). La búsqueda heurística fue realizada con unas 100 replicaciones con la finalidad de encontrar los árboles más parsimoniosos. El número máximo de árboles salvados para cada secuencia adicional fue de 1000. Reconexión y bisección de árboles (TBR) fue utilizado como el algoritmo para la evaluación de las ramas en la búsqueda heurística. El análisis resultó en la obtención de 3 árboles más parsimoniosos, cuyo consenso estricto brindó un árbol de una longitud de 98 pasos, un índice de retención de 0.79 y uno de consistencia de 0.48.

La sistemática y taxonomía de los Tyrannidae sigue el criterio utilizado por Fitzpatrick *et al.* (2004). Con respecto a las maniobras efectuadas para la captura del alimento se siguen los conceptos y categorización empleados por De La Peña (2006).

## SISTEMÁTICA

Aves Linnaeus, 1758

Passeriformes Linnaeus, 1758

Tyrannidae Vigors, 1825

Elaeniinae Cabanis y Heine, 1856 *sensu*

Sclater, 1888

Serpophagini (Ihering, 1904) nov. comb.

**Géneros incluidos.** *Anairetes* Reichenbach, 1850; *Mecocerculus* Sclater, 1862; *Culicivora* Swainson, 1827; *Pseudocolopteryx* Lillo,

1905; *Polystictus* Reichenbach, 1850; *Serpophaga* Gould, 1841; *Holmbergphaga* nov.

**Sinonimia.** Serpophaginae Ihering, 1904; Warter, 1965; Serpophagininae Smith, 1971; “*Culicivora* group” Tello *et al.*, 2009.

**Diagnosis.** Clado de Tyrannidae diagnosticable sobre la base de las siguientes sinapomorfías: rostro subcónico y agudo (car. 4-1), vibrisas peribucuales reducidas (car. 5-1), hileras de color blancuzco en las cubiertas alares (car. 10-1), huevos lisos, immaculados (car. 22-1), coloración de fondo de los huevos amarillenta (car. 23-1).

**Definición.** El clado de Tyrannidae que abarca a *Pseudocolopteryx flaviventris* y *Serpophaga subcristata*, su ancestro común más cercano y todos sus descendientes.

**Comentarios.** Los Serpophagini han sido tradicionalmente incluidos dentro de Elaeniinae, agrupación que incluye géneros muy cercanos tanto en patrones de coloración del plumaje, como en caracteres de comportamiento (e.g. *Elaenia*, *Inezia*; Parkes, 1972; Traylor, 1977). La monofilia de los Serpophagini ha sido sugerida por la gran mayoría de los autores, sobre la base principal de caracteres comportamentales y plumaje, así como evidencias moleculares (Hellmayr, 1927; Warter, 1965; Smith, 1971; Traylor 1977; Lanyon, 1988; Fitzpatrick *et al.* 2004; Ohlson *et al.* 2008). Más aún, el presente análisis es coincidente con propuestas previas (Zimmer, 1955; Smith, 1971; Parkes, 1972; Traylor, 1977) que indican una cercanía filogenética entre *Inezia* y los serpofaginos, tal como fuera propuesto desde la descripción original del género (Salvadori, 1897). Más aún, *Mecocerculus* fue obtenido como una agrupación parafilética, tal como fuera sugerido por autores previos (Ridgely y

Tudor, 1994; véase también Hellmayr, 1927; Zimmer, 1940; Warter, 1965). Sin embargo, el testeo adecuado de estas hipótesis filogenéticas deberá ser efectuado en análisis filogenéticos más amplios e inclusivos.

La coloración externa de los huevos ha sido considerada usualmente como una característica de importancia a la hora de analizar diferentes patrones adaptativos dentro de diversos grupos avianos (Underwood y Sealy, 2002). Ihering (1904) ha sugerido que en contraste con la gran variedad de tipos de nidos observada a lo largo de los Tyrannidae, la coloración y forma de los huevos parece ser relativamente homogénea dentro de esta familia (véase Narosky y Salvador, 1998). Dentro de los Tyrannidae los huevos son usualmente de un color de fondo blancuzco o crema, con manchas marrón-rojizas principalmente agrupadas en el polo de mayor tamaño (Ihering, 1904). Sin embargo, la totalidad de los Serpophagini se separan de este patrón general, y sus huevos presentan una coloración amarillenta homogénea, careciendo de las manchas amarronadas que presentan los huevos de los restantes Tyrannidae (Narosky y Salvador, 1998).

Vale la pena remarcar que la coloración pálida y homogénea de los huevos ha sido considerada como la condición plesiomórfica para las aves en general (Kilner, 2006). La existencia de huevos claros y de coloración homogénea ha sido propuesta como presente mayoritariamente en aves cuya nidificación se realiza en zonas boscosas o relativamente protegidas, a salvo de la vista de los depredadores; por otro lado, los huevos cuya coloración es mayormente parda o cuya superficie se encuentra cubierta por máculas oscuras han sido relacionados a especies cuya nidificación se realiza en ambientes abiertos y expuestos, altamente vulnerables a la depredación (Kilner, 2006).

Sin embargo, en contraposición con lo indicado más arriba, en el caso de los serpofaginos (todos ellos habitantes de ambientes relativamente abiertos y consecuentemente de nidificación altamente vulnerable a la depredación), los huevos retienen una coloración clara y homogénea, sin ningún rastro de manchas oscuras (Narosky y Salvador, 1998), de manera semejante a lo que ocurre en aves cuya nidificación se realiza en zonas relativamente protegidas de la depredación.

Lahti (2008) ha indicado que en algunas especies avianas la variación en la densidad en máculas en la superficie externa de los huevos se encontraría relacionada al grado de exposición de los mismos con respecto a la incidencia de luz solar. En efecto, huevos más pálidos y reflectantes se encontrarían asociados a las poblaciones cuya nidificación se presentaría expuesta directamente a la radiación solar (Lahti, 2008). Así, la existencia de huevos claros y lisos en los serpofaginos, los cuales son habitantes de ambientes abiertos y cuyos nidos se encuentran concomitantemente expuestos a una importante radiación solar, se encuentre posiblemente relacionada a una mayor capacidad refractaria de los mismos.

Tal como fuera indicado más arriba, una de las principales diferencias de los serpofaginos con la mayor parte de los elaeininos es que los primeros frecuentan especialmente zonas abiertas y arbustales, mientras que los restantes Elaeniinae son principalmente arborícolas (Fitzpatrick, 1980; De La Peña, 2011). Ohlson *et al.* (2008), sobre la base de un exhaustivo análisis filogenético, han concluido que el grupo ancestral que habría dado origen a los tiránidos y grupos afines habitó el interior de selvas y bosques húmedos. Concordantemente, la mayor parte de los Elaeniinae incluye especies arborícolas, y acrobáticas, frecuentes en bos-

ques sombríos y tupidos, cuya alimentación incluye como importante ítem el consumo de frutas (Fitzpatrick, 1980; De La Peña, 2011; Apéndice 1). Estos taxones poseen un tipo morfológico generalmente considerado como primitivo dentro de Tyrannidae; se trata de especies con características corporales bien definidas, incluyendo un pico ancho, alas cortas y redondeadas, y vibrisas comisurales bien desarrolladas (Fitzpatrick, 1985). Sin embargo, la mayor parte de los serpofaginos se apartan de dicho patrón estructural. En efecto, la totalidad de las especies de este grupo poseen un pico delgado, largo y subcónico y vibrisas comisurales reducidas, lo cual se relaciona aparentemente a una mayor especialización hacia la captura de insectos y otros artrópodos, los cuales constituyen el ítem dietario principal (Fitzpatrick, 1980). Más aún, el contorno alar de los serpofaginos se aparta de la condición observada en los restantes Elaeniinae, siendo mucho más elongados que en exhibido por los tiránidos habitantes de ambientes cerrados (Fitzpatrick, 1985). De este modo, un mayor consumo de insectos (y una morfología rostral relacionada) así como la existencia de alas relativamente largas y de contorno subelíptico puedan ser consideradas como adaptaciones de los serpofaginos a vivir en ambientes abiertos, espinales o montes arbustivos.

Culicivorina nov.

**Géneros incluidos.** *Holmbergphaga* nov., *Polystictus*, *Culicivora*.

**Diagnosis.** Clado de Tyrannidae diagnoscible sobre la base de las siguientes sinapomorfías: cuello y espalda de color acanelado o negruzco (car. 6-1/2), coloración grisácea en vientre y pecho (car. 8-2), rabadilla



canela o gris (car. 16-1/2), nidificación a baja altura (car. 19-0), nidificación adherida a pajonales (car. 21-2).

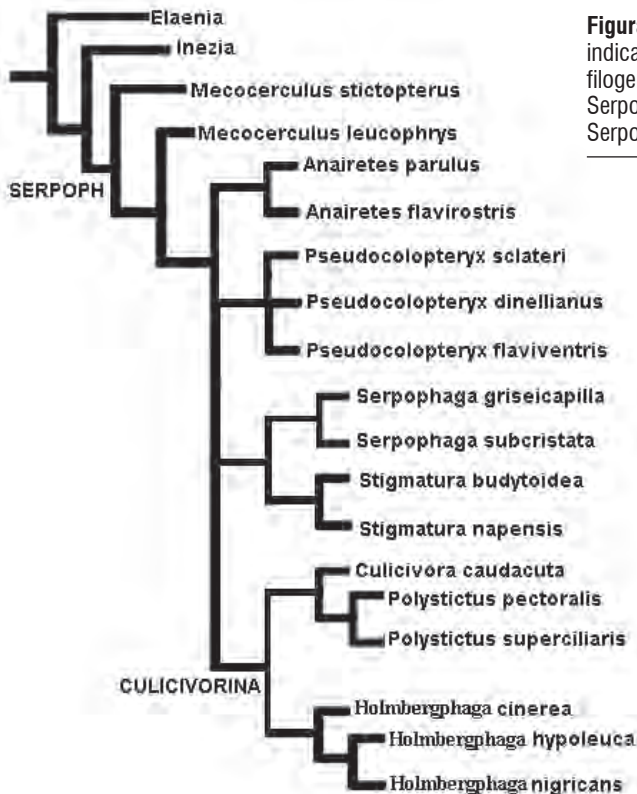
**Definición.** El clado de Tyrannidae que incluye a *Polystictus* y *Culicivora*, su ancestro más cercano y todos sus descendientes, pero no a *Anairetes* ni a *Serpophaga*.

**Comentarios.** La mayor parte de los autores coinciden en separar a los géneros *Culicivora* y *Polystictus* en una agrupación distinta de los restantes elaeniinos. En el presente análisis ambos géneros resultaron cercanamente emparentados, de acuerdo a diversos estudios previos (Fitzpatrick, 1980; Fitzpatrick *et al.*, 2004).

Sin embargo, en contraposición con propuestas taxonómicas previas en el “grupo

*Serpophaga cinerea*” (*sensu* Smith, 1971) ha sido recuperado como cercanamente relacionado al clado *Polystictus*+*Culicivora*. Esta agrupación de géneros es aquí denominada Culicivorina nov., e incluye a los elaeninos más estrechamente adaptados a frecuentar ambientes acuáticos y pajonales húmedos. En concordancia con la presente propuesta, la especie “*Serpophaga*” *cinerea* fue propuesta por Tello *et al.* (2009) como cercanamente relacionada a *Polystictus* y *Culicivora*. Dentro de los culicivorinos, el “grupo de especies *S. cinerea*” se considera como la entidad más basal del clado, y retiene aún numerosas plesiomorfías compartidas con taxones más primitivos, incluyendo el patrón general de la coloración externa del plumaje.

Más aún, *Polystictus* y *Culicivora* presentan numerosos caracteres que indican que



**Figura 1** - Cladograma indicando las relaciones filogenéticas de los diferentes Serpophagini. **Abreviaturas.** Serpoph. Serpophagini.

ambos taxones se encuentran más estrechamente especializados hacia los ambientes abiertos que los restantes elaeininos, como ser la costumbre de frecuentar el suelo en búsqueda de alimento (car. 26-1) y la confección de un nido abierto adherido a los pajonales (car. 19-2; véase Narosky y Salvador, 1998; Apéndice 3).

*Holmbergphaga* nov. gen.

**Etimología.** En honor al gran naturalista argentino, Eduardo Ladislao Holmberg (1852-1937) quien primeramente reconoció la distinción genérica de "*Serpophaga*" *nigricans* de los restantes serpofaginos.

**Diagnosis.** Pequeño género de Tyrannidae diagnosticable sobre la base de las siguientes sinapomorfias: coloración de la espalda gris o negruzca (car. 6-2), ceja restringida a la porción preocular (car. 12-2), coloración de la rabadilla gris (car. 16-2), capacidad de abanicar las plumas timoneras (car. 31-1), y capacidad de "halconeo" (car. 32-1).

**Definición.** Todos los Tyrannidae más cercanamente relacionados a *H. nigricans* que a *Serpophaga subcristata*.

**Especie tipo.** *Sylvia nigricans* Vieillot, 1817.

**Especies incluidas.** *S. nigricans* (Vieillot, 1817), *S. hypoleuca* Sclater & Salvin, 1866, *S. cinerea* (Tschudi, 1844).

**Comentarios.** Gould (1841) en su descripción original del género *Serpophaga* incluyó en ella a *S. parulus* (Kitlitz, 1831), *S. albo-coronata* Gould, 1841 y *S. nigricans* (Vieillot, 1817). Sin embargo, el concepto genérico original ha variado notablemente, en efecto, *S. parulus* es ahora incluido dentro del

género *Anairetes* Reichenbach, 1850, y *S. albo-coronata* fue posteriormente propuesta como sinónimo de la especie *Serpophaga subcristata* (Meyer De Schauensee, 1966). Posteriormente, numerosos investigadores han considerado al género *Serpophaga* como una unidad monofilética compuesta por diversas especies muy semejantes en aspecto general y coloración del plumaje (véase Parkes, 1972). Algunos autores han sustentado la monofilia de *Serpophaga* en sentido amplio, sobre la base de evidencia brindada por la fauna de ectoparásitos (Cicchino, 1983) y análisis moleculares (Rheindt *et al.* 2008). Sin embargo, dentro de *Serpophaga* existe consenso en reconocer dos agrupaciones principales. Por un lado, *Serpophaga sensu stricto*, con las especies *S. griseicapilla* Straneck, 2007 y *S. subcristata* (Vieillot, 1817); y por otro, las especies *S. subcristata*, *S. cinerea* y *S. hypoleuca*, estas últimas conformando el "grupo *S. cinerea*" (Fitzpatrick, 1980). Las especies incluidas en este trabajo dentro de *Serpophaga sensu stricto* (*i.e.* *S. griseicapilla* y *S. subcristata*) son difícilmente diferenciables sobre la base de caracteres externos, siendo principalmente distinguibles sobre la base de su distinto repertorio vocal (véase Bo, 1969; Straneck 1993, 2007).

Holmberg (1878) es el primer autor en dudar sobre la monofilia del género *Serpophaga*, tal como se lo reconoce en la actualidad. Este autor indica que *S. nigricans* debe separarse genéricamente de las restantes especies sobre la base de importantes caracteres etológicos que lo acercarían a otros géneros de la familia. Posteriormente, Ridgely y Tudor (1994) ponen en dudas la monofilia del género *Serpophaga*, sin embargo, no indican caracteres concretos que sustenten dicha propuesta. De acuerdo a estos autores, en el presente análisis, el "grupo *S. cinerea*", incluyendo las especies



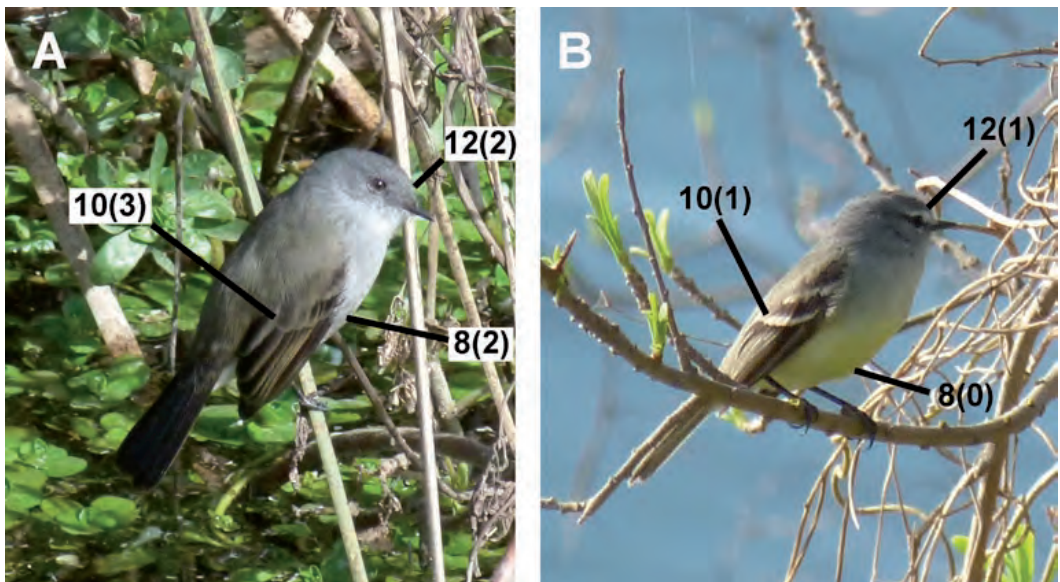
*S. cinerea*, *S. nigricans*, and *S. hypoleuca*, es excluido de *Serpophaga* y para dichas especies se establece la nueva entidad genérica *Holmbergphaga* nov.

Con respecto a la evidencia molecular, el único análisis filogenético que incluye a varias especies de "*Serpophaga*" constituye el efectuado por Rheindt *et al.*, (2008). Estos autores agrupan por un lado a las especies *S. nigricans* y *S. cinerea* (aquí conformando el género *Holmbergphaga* nov.) y por otro lado las especies *S. subcristata*, *S. munda* (= *S. griseicapilla*) y *S. hypoleuca*. Sin embargo, la inclusión de *S. hypoleuca* entre las especies de *Serpophaga sensu stricto* cuenta con escaso sustento, siendo la divergencia entre *S. hypoleuca* y *S. cinerea* menor a 0.2 %, lo que sugiere que la posición sistemática de *S. hypoleuca* se encuentra pobremente fundamentada. Así, sobre la base de dicho análisis, Rheindt *et al.*, (2008) indican que el género *Serpophaga* necesita una profunda

revisión sistemática que ponga a prueba su monofilia.

Existen numerosos caracteres que distinguen claramente a las especies de *Holmbergphaga* de aquellas incluidas en *Serpophaga sensu stricto*. En primer lugar, el nuevo género se acerca a *Anairetes* y *Tachuri* y se aleja de *Serpophaga* por la capacidad de obtener el alimento no solo recolectándolo o revoloteando, sino también por capturarlo mediante saltos y caza al vuelo (De La Peña, 2006, 2011). Más aún, las especies *H. cinerea* y *H. nigricans* poseen capacidad de "halconeo", una característica típica de algunos Tyrannidae de picos anchos, como ser *Elaenia* (Fitzpatrick, 1985), y ausente en las especies de *Serpophaga*.

Datos acerca de la nidificación de las especies de *Holmbergphaga* son aún extremadamente escasos y saltuarios, siendo *H. nigricans* la única especie de la cual se poseen datos relativamente claros con respecto a



**Figura 2** - Ilustración de algunos de los principales caracteres del plumaje que permiten distinguir *Holmbergphaga* y *Serpophaga*. **A**, *H. nigricans*; **B**, *S. subcristata*. Caracteres indicados en la figura: 8(2) vientre y pecho grises, 8(0) vientre y pecho amarillentos; 10(1) cubiertas alares con hileras transversales blancuzcas, 10(3) cubiertas alares con hileras transversales grises; 12(2) ceja reducida, 12(1) ceja extensa. Fotos: Pablo Rivero

sus hábitos de nidificación. Esta especie se distingue de *Serpophaga* porque utiliza de 15 a 16 días para contruir sus complejos nidos, mientras que las especies de *Serpophaga* emplean menos de 8 días (De La Peña, 1997). Asimismo, los huevos son colocados en días alternados por *H. nigricans*, mientras que en *Serpophaga* son usualmente consecutivos, aunque existen registros aislados de alternancia (De La Peña, 1997). Más aún, en *H. nigricans* el macho únicamente participa en la confección y cuidado del nido, y no forma parte en el empolle de sus huevos, mientras que en *S. griseicapilla* y *S. subcristata* se ha registrado que los machos participan efectivamente en el empolle de la nidada (Narosky y Salvador, 1998; Mezquida y Marone, 2000).

## DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Ohlson *et al.*, (2008, pp. 329) han propuesto que el ancestro en común de los Elaeniinae se habría diversificado profusamente en el Neógeno tardío (Mioceno Medio); dicha radiación se encontraría correlacionada a la expansión de hábitats abiertos debido a un enfriamiento climático e incremento en la aridez de los ambientes (Ohlson *et al.*, 2008, pp. 329). Sin embargo, tal como ha sido sugerido por diversos autores sobre la base de detallados estudios de campo (véase Fitzpatrick, 1980, 1985) los Elaeniinae plesiomórficamente habrían sido habitantes de selvas y bosques sombríos y cerrados, tal como se observa en una gran cantidad de géneros dentro de esta subfamilia (*e.g.* *Elaenia*, *Inezia*, *Phyllomyias*, *Zimmerius*; Fitzpatrick, 1985). Más aún, salvo escasas excepciones los Elaeniinae frecuentan microhábitats frondosos, con baja intensidad lumínica y follaje muy complejo y finamente dividi-

do, lo cual es un patrón común a lo largo de la gran mayoría de los géneros ubicados dentro de dicho clado (Ohlson *et al.*, 2008). En consecuencia, debido a que la mayor parte de los Elaeniinae se encuentran asociados a ambientes profusamente arbolados, es posible que la gran diversificación de los elaeninos producida en el Mioceno medio no se encuentre correlacionada de manera directa al aumento de áreas abiertas y pastizales.

Por otro lado, el surgimiento y radiación de clados de pequeños tiránidos relacionados a ambientes de pastizal o dominados por pastizales, como ser los Serpophagini, se correlacionaría según Ohlson *et al.*, (2008) con la evidencia más temprana del incremento de pastos C4 en Sudamérica (Mioceno tardío; Jacobs *et al.*, 1999). Sin embargo, vale la pena remarcar que los Serpophagini se componen de unos 7 géneros, de los cuales 3 (*i.e.* *Serpophaga*, *Mecocerculus*, *Anairetes*) no frecuentan pastizales, estando sus hábitats restringidos a zonas boscosas y arbustales, mientras que los 4 géneros restantes se encuentran asociados casi exclusivamente a ambientes palustres, encontrándose solo ocasionalmente en pastizales lejanos a ambientes acuáticos (Fitzpatrick, 1980). Más aún, tal como fuera indicado por autores previos, solo escasos serpofaginos, como ser *Culicivora*, *Polystictus* y *Pseudocolopteryx* poseen adaptaciones comportamentales que los indican como taxones estrechamente ligados a los pastizales (Ohlson *et al.*, 2008). Así, debido a la escasez de serpofaginos adaptados a frecuentar exclusivamente ambientes de pastizal, es probable que la gran radiación de Serpophagini posiblemente no se encuentre correlacionada al incremento de los pastizales y gramíneas C4, en contraposición a lo propuesto por Ohlson *et al.*, (2008).

El presente análisis constituye un breve acercamiento a la filogenia y arreglo taxonómico de los Serpophagini. Dicha agrupación taxonómica, compuesta aquí por unos 7 géneros contiene pequeños tiránidos de morfología relativamente homogénea entre sí, e incluye especies que frecuentan hábitats tan diversos como bosques, arbustales, pastizales y pajonales húmedos. Entre ellos, el grupo de los Culicivorina nov., incluye a los serpofaginos más estrechamente relacionados a los pastizales húmedos, abarcando las especies que se encuentran dentro de los géneros *Culicivora*, *Polystictus*, y algunas previamente en *Serpophaga*, ahora incluidas dentro del nuevo género *Holmbergphaga*. Este último género fue recuperado en el presente análisis como un taxón más cercanamente relacionado a los culicivorinos *Culicivora* y *Polystictus* que a *Serpophaga sensu stricto*, y es aquí considerado como un culicivorino basal. Así, al igual que los restantes géneros de dicha agrupación taxonómica, los integrantes de *Holmbergphaga* se encuentran estrechamente adaptados a vivir en ambientes palustres, costas de ríos, arroyos y otros cursos de agua.

### AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a Pablo Rivero (Museo Ornitológico de Berisso, Buenos Aires) por el préstamo de las fotos que ilustran el presente trabajo. Asimismo agradecemos las valiosas sugerencias y comentarios efectuadas por N. Chimento, R. Lucero y J. Cereghetti. Finalmente se agradece las observaciones efectuadas sobre el manuscrito por M.R. De la Peña y J. Veiga, quienes con sus comentarios mejoraron sustancialmente el contenido del mismo. Este trabajo va dedicado a la memoria de Juan Carlos Chébez, gran naturalista y amigo, impulsor del pre-

sente trabajo, quién se percató inicialmente de las diferencias entre las distintas especies anteriormente incluidas dentro del género *Serpophaga*, y quien falleciera durante la elaboración del presente trabajo.

### BIBLIOGRAFÍA

- Berlepsch, H.G. 1907. On the Genus *Elaenia* Sundev. *Ornis*, 14: 394-431
- Birdsley, J.S. 2002. Phylogeny of the tyrant flycatchers (Tyrannidae) based on morphology and behavior. *Auk*, 119: 715-734.
- Bó, N. 1969. Acerca de la afinidad de dos formas de *Serpophaga* (Aves, Tyrannidae). *Neotrópica*, 15: 54-58.
- Cicchino, A.C. 1983. Frecuencia y sitios de postura de *Philopterys titicacae* (Eichler 1956) (Insecta, Phthriaptera, Philopteridae) en *Serpophaga subcristata* (Vieillot) (Aves, Passeriformes, Tyrannidae) en los partidos de La Plata y Magdalena, provincia de Buenos Aires, Argentina. *Neotrópica*, 31: 54.
- De La Peña, M.R. 1997. *Nidos y huevos de aves Argentinas*. Edición del autor, Santa Fe, 369 pp.
- De La Peña, M.R. 2006. Observaciones de campo en la forma de capturar el alimento por algunas aves. *Revista de la Facultad de Ciencias Agrarias y Veterinarias*, 5: 1-11.
- De La Peña, M.R. 2011. Observaciones de campo en la alimentación de las aves. *Biológica*, 13: 1-89.
- Ericson, P.G.P., Zuccon, D., Ohlson, J.I., Johansson, U.S., Alvarenga, H. y Prum, R.O. 2006. Higher level phylogeny and morphological evolution of tyrant flycatchers, cotingas, manakins and their allies (Aves: Tyrannidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 40: 471-483.
- Fitzpatrick, J.W. 1980. Foraging behavior of Neotropical tyrant flycatchers. *Condor*, 82: 43-57.
- Fitzpatrick, J.W. 1985. Form, foraging behavior, and adaptive radiation in the Tyrannidae. En: P.A. Buckley, Foster, M.S., Morton, E.S., Ridgely, R.S. y Buckley, F.G. (Eds.) *Neotropical Ornithology*. Ornithological Monographs 36. Washington, DC, The American Ornithologists' Union, 447-470 pp.

- Fitzpatrick, J.W., Bates, J.M., Bostwick, K.S., Caballero, I.C., Clock, B.M., Farnsworth, A., Hosner, P.A., Joseph, L., Langham, G.M., Lebbin, D.J., Mobley, J.A., Robbins, M.B., Scholles, E., Tello, J.G., Walther, B.A., y Zimmer, K.J.. 2004. Family Tyrannidae (Tyrant-flycatchers). En: del Hoyo, J., Elliot, A. y Christie, D.A. (Eds.) *Handbook of the Birds of the World*. Vol. 9. *Cotingas to Pipits and Wagtails*. Lynx Ediciones, Barcelona, 170-463 pp.
- Goloboff, P.A. 1993. *NONA, Version 2.0*. Publicado por el autor, Instituto Miguel Lillo, Miguel Lillo 205, 400 Sierra Madre de Tucuman, Argentina.
- Gould, J. 1841. Birds Part 3 No. 5. En: C. Darwin (Ed.) *The zoology of the voyage of H.M.S. Beagle*. Smith Elder and Co, London.
- Hellmayr, C.E. 1927. Catalogue of birds of the Americas and adjacent islands in Field Museum of Natural History. Part V. *Field Museum of Natural History Publications of Zoology*, 13: 1-517.
- Herzog, S.K. y Mazar Barnett, J. 2004. On the validity and confused identity of *Serpophaga griseiceps* Berlioz 1959 (Tyrannidae). *Auk* 121: 415-421.
- Holmberg, E.L. 1878. Una excursión por el Río Luján. *El naturalista argentino*, 1: 137-146.
- Hudson, W.H. 1920. *Birds of La Plata*. London Dent, J.M. & Sons Ltd., E.P. Dutton & Co, New York, 342 pp.
- Ihering, H.V. 1904. The biology of the Tyrannidae with respect to their systematic arrangement. *Auk*, 21: 313-322.
- Jacobs, B.F., Kingston, J.D. y Jacobs, L.L. 1999. The origin of grass-dominated ecosystems. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 86: 590-643.
- Kilner, R.M. 2006. The evolution of egg colour and patterning in birds. *Biological Reviews*, 81: 383-406.
- Lahti, D.C. 2008. Population differentiation and rapid evolution of egg color in accordance with solar radiation. *Auk*, 126: 796-802.
- Lanyon, W.E. 1988. A phylogeny of thirty-two genera in the *Elaenia* assemblage of tyrant-flycatchers. *American Museum Novitates*, 2914: 1-57.
- Schauensee, R.M. de. 1966. *The species of birds of South America and their distribution*. Philadelphia Academy of Natural Sciences, USA, 577 pp.
- Mezquida, E.T. y Marone, L. 2000. Breeding biology of Gray-crowned Tyrannulet in the Monte desert, Argentina. *Condor*, 102: 205-210.
- Narosky, T. y Salvador, S. 1998. *Nidificación de las aves argentinas. Tyrannidae*. Asociación ornitológica del Plata, Buenos Aires, 125 pp.
- Ohlson, J., Fjeldsa, J. y Ericson, P.G.P. 2008. Tyrant flycatchers coming out in the open: phylogeny and ecological radiation of Tyrannidae (Aves, Passeriformes). *Zoologica Scripta*, 37: 315-335.
- Parkes, K.C. 1972. Distribution and generic placement of the plain tyrannulet (*Inezia inornata*). *Condor*, 75: 249-250.
- Rheindt, F.E., Norman, J.A. y Christidis, L. 2008. Phylogenetic relationships of tyrant-flycatchers (Aves: Tyrannidae), with an emphasis on the elaeiniine assemblage. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 46: 88-101.
- Ridgely, R.S., y Tudor, G. 1994. *The birds of South America: the suboscine passerines*. University Texas Press, Austin, 543 págs.
- Salvadori, T. 1897. Viaggio del dott. A. Borelli del Chaco Boliviano, nella Rep. Argentina. *Bollettino dei Musei di Zoologia ed Anatomia Comparata della Reale Università di Torino*, 12: 1-36.
- Sclater, P.L. 1888. *Catalogue of the Birds in the British Museum*. Volumen 14. 494 pp.
- Smith, W.J. 1971. Behavioral characteristics of serpophagine tyrannids. *Condor*, 73: 259-286.
- Straneck, R. 1993. Aportes para la unificación de *Serpophaga subcristata* y *Serpophaga munda* y la revalidación de *Serpophaga griseiceps* (Aves, Tyrannidae). *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia"*, 16: 51-63.
- Straneck, R. 2007. Una nueva especie de *Serpophaga* (Aves: Tyrannidae). *Revista Facultad de Ciencias Agrarias y Veterinarias*, 6: 31-42.
- Tello, J.G., Moyle, R.G., Marchese, D.J., y Cracraft, J. 2009. Phylogeny and phylogenetic classification of the tyrant flycatchers, cotingas, manakins, and their allies (Aves: Tyrannidae). *Cladistics*, 25: 429-467.
- Traylor, M.A. 1977. A classification of the Tyrant Flycatchers (Tyrannidae). *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, 148: 120-184.



- Underwood, T.J. y Sealy, S.G. 2002. Adaptive significance of egg coloration, Chapter 19. En: Deeming, D.C. (Ed.), *Avian Incubation: Behaviour, Environment and Evolution*. Oxford University Press, Oxford, UK, 280-298 pp.
- Warter, S.L. 1965. The cranial osteology of the New World Tyrannoidea and its taxonomic implications. Ph.D. dissertation, Louisiana State University, Baton Rouge. 657 pp.
- Zimmer, J.T. 1940. Notes on the genera *Phylloscartes*, *Euscarthmus*, *Pseudocolopteryx*, *Tachuris*, *Spizitornis*, *Yanacea*, *Uromyias*, *Stigmatura*, *Serpophaga*, and *Mecocerculus*. *American Museum Novitates*, 1095: 1-20.

Recibido: 20/4/2012 - Aceptado: 5/5/2012

### Apéndice 1. Listado de caracteres

- |   |   |
|---|---|
| <p>1- Presencia de semicopete en el margen dorsal de la cabeza (Sclater, 1888): 0-presente; 1-ausente.</p> <p>2- Timoneras elongadas, de tipo gradado (Ridgely y Tudor, 1994): 0-ausente; 1-presente.</p> <p>3- Presencia de crestas de plumas superciliares conformando amplias cejas (Sclater, 1888): 0-ausente; 1-presente</p> <p>4- Contorno del rostro (Fitzpatrick, 1980): 0-transversalmente amplio y dorsoventralmente deprimido; 1-subcónico y agudo, transversalmente comprimido.</p> <p>5- Vibrisas peribucales (Fitzpatrick, 1980): 0-presentes y bien desarrolladas; 1-reducidas.</p> <p>6- Coloración de las plumas en el cuello y espalda superior: 0-olivácea; 1-pardo acanelada; 2-gris.</p> <p>7- Coloración de las plumas de la garganta y el cuello (Ridgely y Tudor, 1994): 0- blancuzca; 1-amarilla homogénea; 2-amarillenta y estriada de negro; 3-canela.</p> <p>8- Coloración de las plumas de vientre y pecho: 0-amarillo brillante homogénea; 1-amarillo pálida o crema; 2-grisácea; 3-canela.</p> <p>9- Número de hileras pálidas transversales en las cubiertas alares (Sclater,</p> | <p>1888): 0-dos hileras; 1-una sola hilera, que se continúa hacia las plumas remeras primarias.</p> <p>10- Coloración de las plumas que componen las hileras pálidas en las cubiertas alares: 0-amarillenta; 1-blancuzca; 2-canela; 3-gris oscura.</p> <p>11- Coloración de las plumas que componen los filetes marginales de las remiges primarias y secundarias: 0-amarillenta; 1-gris oscura; 2-canela; 3-blancuzca.</p> <p>12- Ceja supraocular (Ridgely y Tudor, 1994): 0-presente y continúa desde el rostro hasta sobrepasar posteriormente el margen posterior del ojo; 1- presente pero discontinua, se interrumpe a la altura del ojo y se continúa luego posteriormente; 2-presente, pero restringida en extensión a la porción preocular; 3-ausente.</p> <p>13- Coloración de las plumas que conforman la ceja supraocular: 0-amarillenta; 1-blancuzca.</p> <p>14- Coloración de las plumas que conforman el margen dorsal de la cabeza (Gould, 1841): 0-olivácea; 1-grisácea; 2-negrucza; 3-blancuzca y con notables estrías de negro.</p> <p>15- Coloración del margen dorsal de las plumas timoneras: 0-olivácea o amarillenta; 1-negrucza.</p> <p>16- Coloración de las plumas que compo-</p> |
|---|---|

- nen la rabadilla: 0-olivácea; 1-canela; 2-gris.
- 17- Coloración de la base de la mandíbula (Sclater, 1888): 0-anaranjada o amarillenta; 1-negruzca.
- 18- Porción dorsal de la cabeza con corona oculta de plumas blancuzcas (Birdsley, 2002): 0-ausente; 1-presente.
- 19- Posición de las nidificaciones (Narosky y Salvador, 1998): 0-a baja altura, entre matas de pastos o cardales (usualmente a menos de 1 metro de elevación por sobre el nivel del suelo); 1-a mediana o gran altura, en ramas de árboles o arbustos altos (usualmente a más de 1 metro de elevación por sobre el nivel del suelo).
- 20- Tipo de nidificación (Ihering, 1904; Narosky y Salvador, 1998): 0-nido abierto y bien elaborado; 1-nido semiesférico pequeño y semicerrado.
- 21- Grado de adherencia de la nidificación (Narosky y Salvador, 1998): 0-bajo, el nido se encuentra apoyado sobre las ramas de los árboles; 1-nido colgante; 2-nidificación adherida a la vegetación, especialmente pajonales.
- 22- Coloración externa de los huevos (Ihering, 1904; Birdsley, 2002): 0-huevos con manchas en toda su extensión, siendo más abundantes en el polo de mayor tamaño; 1-huevos lisos, carentes de todo rastro de máculas oscuras.
- 23- Coloración de fondo de los huevos (Narosky y Salvador, 1998): 0-blancuzco homogéneo; 1-homogénea tonalidad amarillenta.
- 24- Habitat frecuentado por los individuos (Birdsley, 2002): 0-bosques, selvas o arboledas; 1-ambientes abiertos, especialmente pastizales y arbustales; 2-ambientes acuáticos.
- 25- Tipo de forrajeo (Fitzpatrick, 1980; Birdsley, 2002): 0-acrobáticos y arborícolas, generalistas de tipo "cosechador aéreo", con un importante contenido de frutas en su dieta; 1-especialistas en la captura de insectos, de tipo "cosechador de percha", con escasa o nula representación de frutas en su dieta.
- 26- Desplazamiento terrestre (Smith, 1971): 0-ausente, exclusivamente trepadores o arborícolas; 1-presente, suelen desplazarse en la superficie del suelo.
- 27- Captura de alimento mediante "recolección" (De La Peña, 2006): 0-ausente; 1-presente.
- 28- Captura de alimento mediante "revoloteo" (De La Peña, 2006): 0-ausente; 1-presente.
- 29- Captura de alimento mediante "caza al vuelo" (De La Peña, 2006): 0-ausente; 1-presente.
- 30- Captura de alimento mediante "salto" (De La Peña, 2006): 0-ausente; 1-presente.
- 31- Movimiento particular de las plumas timoneras (Gould, 1841; Hudson, 1920; Smith, 1971): 0-ausente; 1-presente, las plumas timoneras son frecuentemente extendidas conspicuamente en forma de abanico y luego son retornadas a su posición habitual.
- 32- Capacidad de mantenerse en un punto fijo mediante batir de alas, pero sin desplazarse de su posición inicial (= "halconeo") (Holmberg, 1878; Smith, 1971): 0-ausente; 1-presente.



## Apéndice 2. Matriz básica de datos

Elaenia_flavogaster	00000000000200000011000010110101
Elaenia_albiceps	00000002000200000011000010110101
Inezia_inornata	10000002000011000011000000110101
Anairetes_parulus	00111021000113101111010[01]10111100
Anairetes_flavirostris	00111021010113100111010[01]10111100
Mecocerculus_leucophrys	10011001020011001011011010110101
Mecocerculus_stictoptyx	10011002010011000011011010110101
Polystictus_pectoralis	10011133022011110001211[12]01110100
Polystictus_superciliaris	10011133022011110001211[12]01110100
Culicivora_caudacuta	11011133022012111000211[12]01101100
Pseudocolopteryx_dinellianus	100110100003-0001000211201100000
Pseudocolopteryx_flaviventris	100110100003-0001000211201100000
Pseudocolopteryx_sclateri	000110100003-0001000211201100000
Serpophaga_subcristata	0001100[12]013011001111011000110000
Serpophaga_griseicapilla	0001100[12]013011001111011000110000
Holmbergphaga_hypoleuca	10011202031212121101111200111111
Holmbergphaga_nigricans	10011202031212121101211200111111
Holmbergphaga_cinerea	10011202013212121101211200111111
Stigmatura_budytoides	11011010113000101011001000110000
Stigmatura_napensis	11011010113000101011001000110000

## Apéndice 3. Listado de sinapomorfías

Los caracteres resaltados en **negrita** representan las sinapomorfías únicas

*Inezia* + Serpophagini: **1-1**, **12-0**, **13-1**, **14-1**.

Serpophagini: **4-1**, **5-1**, **10-1**, **22-1**, **23-1**.

*Mecocerculus leucophrys* + otros serpofaginos: **8-1**, **17-1**.

Otros serpofaginos: **25-0**, **32-0**.

*Anairetes*: **1-0**, **3-1**, **7-2**, **14-3**, **18-1**, **23-0**, **25-1**, **29-1**.

*Pseudocolopteryx*: **7-1**, **8-0**, **10-0**, **12-3**, **14-0**, **19-0**, **20-0**, **21-2**, **24-2**, **26-1**, **28-0**, **30-0**.

*Stigmatura* + *Serpophaga*: **11-3**, **30-0**.

*Stigmatura*: **2-1**, **7-1**, **8-0**, **9-1**, **13-0**, **14-0**, **22-0**.

*Serpophaga*: **1-0**, **18-1**.

*Culicivorina*: **6-1**, **8-2**, **11-1/2**, **16-1**, **19-0**, **21-1**.

*Holmbergphaga*: **6-2**, **12-2**, **16-2**, **18-1**, **31-1**, **32-1**.

*H. hypoleuca* + *H. nigricans*: **10-3**.

*Culicivora* + *Polystictus*: **7-3**, **8-3**, **21-2**, **26-1**.

*Polystictus*: **17-0**.