

REVELANDO UN PATRÓN COMPLEJO DE VARIACIÓN DEL CANTO EN *Zonotrichia capensis australis* EN EL ESTE DE PATAGONIA

Agustín I. Casale^{1,2*}, Victoria Blanco^{1,2}, Pablo D. Lavinia^{3,4}, Darío A. Lijtmaer¹ & Pablo L. Tubaro¹

¹División Ornitología, Museo Argentino de Ciencias Naturales 'Bernardino Rivadavia' (MACN-CONICET). Av. Ángel Gallardo 470, 1405 CABA, Argentina

²Departamento de Ecología, Genética y Evolución, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires, Argentina

³Laboratorio de Investigación y Conservación de la Biodiversidad (InCoBio), Universidad Nacional de Río Negro (UNRN-CONICET), Sede Atlántica. Viedma, Río Negro, Argentina

⁴CIT Río Negro, Universidad Nacional de Río Negro (UNRN-CONICET), Sede Atlántica. Viedma, Río Negro, Argentina

*agustinivancasale@gmail.com

RESUMEN: La subespecie patagónica del Chingolo (*Zonotrichia capensis australis*) es la más diferenciada morfológicamente, careciendo de líneas negras en su corona. Estudios en el noreste de Patagonia mostraron que los cantos carecen de trino e incluyen un pretema, pero recientemente mostramos que esto no ocurre en el sudeste patagónico. Para estudiar la variación vocal en el este de Patagonia, grabamos y analizamos los cantos de alrededor de 500 Chingolos desde Santa Rosa (provincia de La Pampa) hasta el Parque Nacional Monte León (provincia de Santa Cruz). Detectamos tres regiolectos. El regiolecto del Espinal es reemplazado hacia el sur, en Sierra Grande (provincia de Río Negro) y entre Punta Colorada y Puerto Lobos (provincia de Chubut), por una estructura atípica, frecuentemente incluyendo un pretema y sin trino. Este regiolecto del noreste de Patagonia se extiende hasta 100 km al sur de Trelew (provincia de Chubut), donde es reemplazado por el regiolecto del sudeste de Patagonia, con su estructura más típica y diferentes tipos de trino. Los análisis de componentes principales mostraron que el regiolecto del noreste de Patagonia se diferencia también en el tema y que los regiolectos del Espinal y sudeste de Patagonia difieren en sus trinos. Esta variación vocal está desacoplada de la transición entre las coronas con líneas negras y las coronas grises características de *Z. c. australis*. Posibles factores responsables de esta variación vocal, y especialmente de los cantos sin trino, incluyen procesos estocásticos, sesgos en el aprendizaje, la adaptación a la acústica ambiental y, más probablemente, diferencias migratorias.

PALABRAS CLAVE: adaptación acústica, aprendizaje vocal, Chingolo, dialectos de canto, regiolectos, variación vocal

Los dialectos del canto de las aves son variantes vocales geográficamente diferenciadas dentro de una especie, que resultan del aprendizaje vocal por imitación y, por lo tanto, constituyen verdaderos ejemplos de cultura animal (Mundinger 1982). Gran parte del interés inicial en los dialectos, el cual continúa hasta el día de hoy, está relacionado con la posibilidad de que puedan actuar como barreras al flujo génico entre poblaciones con diferentes tradiciones vocales, promoviendo la divergencia y, eventualmente, la especiación (Nottebohm 1969, Baker 1975, Loughheed & Handford 1992, 1993, Danner et al. 2017, Luo et al. 2024).

Las diferencias entre los dialectos podrían reflejar la adaptación del diseño de la señal para la comunicación a distancia en entornos con diferentes características acústicas (minimizando la atenuación y la degradación de la señal, reduciendo el enmascaramiento acústico y/o aumentando la consistencia de la señal; Wiley & Richards 1978, Richards & Wiley 1980, Brown & Handford 1996, 2000, Dooling & Blumenrath 2013, Francis et al. 2023). Esta es la base de la 'Hipótesis de Adaptación Acústica' (Morton 1975). Estudios en distintas taxa de aves han proporcionado un respaldo parcial a esta explicación (véanse las

revisiones de Blumstein & Turner 2005, Boncoraglio & Saino 2007, Barker 2008, Ey & Fischer 2009, Hardt & Benedict 2021, Mikula et al. 2021), por lo que su generalidad sigue siendo motivo de controversia. Sin embargo, algunas especies, como el Chingolo (*Zonotrichia capensis*), se destacan por tener sistemas de dialectos estrechamente asociados con las características ambientales.

Nottebohm (1969) describió por primera vez el sistema de dialectos del Chingolo en Argentina. Desde entonces, esta especie se ha convertido en un modelo para comprender cómo la variación vocal está ligada a las características del hábitat (Nottebohm 1975, Handford 1981, 1988, Loughheed et al. 1989, Tubaro et al. 1993, García et al. 2015, Tubaro et al. 2026). El canto de esta especie está compuesto por dos partes: un tema o introducción, que comprende un número variable de notas silbadas con una modulación lenta de frecuencia, y un trino, que consiste en la repetición de una nota con una rápida modulación descendente de frecuencia (Fig. 1). La separación temporal entre las notas del trino —el intervalo del trino— es compartida por los individuos que cantan dentro de una misma área, pero difiere entre hábitats, definiendo así los dialectos. El tema varía entre los individuos de una misma población, definiendo el tipo de canto particular de cada uno de ellos (aunque el mismo tema, con ligeras variaciones, puede ser compartido por múltiples individuos). Estos temas pueden diferir en el número de notas, su duración y los patrones de modulación. Además, en algunas regiones incluyen una serie inicial de notas muy breves con modulación de frecuencia descendente, denominada ‘pretema’ o ‘preintroducción’ (Tubaro 1990).

Varios estudios han demostrado que los dialectos de hábitats cerrados, como los bosques, tienen trinos con notas más separadas (es decir, trinos más lentos) en comparación con aquellos de hábitats abiertos, como pastizales, sabanas y pastizales de altura (Nottebohm 1969, 1975, Handford 1981, 1988, Loughheed et al. 1989, Tubaro et al. 1993). Esto es consistente con las predicciones de la ‘Hipótesis de Adaptación Acústica’, ya que en los hábitats cerrados la acumulación de ecos resultantes de las reflexiones del sonido en ramas, troncos y hojas constituye la principal fuente de degradación de la señal. Bajo estas condiciones, los trinos con notas más separadas reducen la probabilidad de que los ecos de cada nota se superpongan con el inicio de la siguiente. Por el contrario, la principal fuente de distorsión en los hábitats abiertos surge de fluctuaciones aleatorias de amplitud causadas por la interacción del sonido con heterogeneidades ambientales móviles (celdas de aire en movimiento con temperatura y

humedad variables). Esto favorece el uso de trinos con una alta tasa de repetición de notas, asegurando que al menos parte de la señal llegue al receptor con una amplitud adecuada (Wiley & Richards 1978, Richards & Wiley 1980). Además, una alta tasa de repetición de notas aumenta la consistencia de la comunicación en áreas abiertas (Brown & Handford 1996, 2000). Aunque la asociación entre el intervalo del trino y el hábitat en esta especie es generalmente consistente con las predicciones de la ‘Hipótesis de Adaptación Acústica’, se han identificado unas pocas excepciones, que incluyen intervalos de trino más largos en el hábitat abierto de la Pampa Austral en comparación con el hábitat cerrado del Espinal (Tubaro & Segura 1994, Lijtmaer & Tubaro 2007) y la ausencia de trino en el Desierto de Monte del norte argentino (Handford 2005).

Los dialectos del canto de *Z. capensis* ocurren a diferentes escalas espaciales, pudiendo ser tanto macrogeográficos como microgeográficos. Por ejemplo, a lo largo de la región pampeana, los cantos tienen intervalos de trino en el rango de 60–70 ms (Nottebohm 1969, 1975), mientras que el dialecto del Talar de Magdalena ocupa una franja estrecha, de solo unos cientos de metros de ancho, que se extiende por unos pocos kilómetros a lo largo de la costa del Río de la Plata, con intervalos de trino de 90–120 ms (Tubaro et al. 1993, Kopuchian et al. 2004, García et al. 2015). Las transiciones entre dialectos también pueden ser abruptas (como en la transición entre los dialectos de la Pampa Austral y del Espinal; Tubaro & Segura 1994, Lijtmaer & Tubaro 2007) o graduales. En este último caso, el cambio gradual está asociado con la presencia de ecotonos, como en el caso del dialecto del Talar y el dialecto circundante de la Estepa Pampeana (Tubaro et al. 1993), o entre las tierras bajas de la Estepa Pampeana y las sierras de Tandil, Balcarce y Ventania (Nottebohm 1975).

En el contexto de la variación del canto del Chingolo, la Patagonia es particularmente interesante porque, al menos en su zona noreste, los cantos son bastante atípicos, ya que incluyen un pretema y carecen de trino (Hudson 1920, King 1974, Nottebohm 1975, Handford 2005). Además, la subespecie patagónica *Z. c. australis* es la más diferenciada morfológicamente, dado que carece de las líneas negras en la corona, un rasgo que recientemente se ha demostrado que es consecuencia de diferencias genómicas que afectan la expresión de un gen específico relacionado con la producción de melanina (Lavinia et al. 2025). Sin embargo, estas características de *Z. c. australis* no parecen ser homogéneas en toda la Patagonia. Por ejemplo, en un estudio reciente realizado en el Parque Nacional Monte León, en el sudeste de la Patagonia,

hemos demostrado que los cantos de *Z. capensis* tienen una estructura típica, con un tema y un trino, y presentan patrones microgeográficos de variación vocal que se asemejan a los encontrados en otras regiones de Argentina (Tubaro et al. 2026).

Los resultados contrastantes entre los estudios previos en la Patagonia podrían deberse, al menos en parte, a las diferencias entre las áreas estudiadas (tales como el noreste vs. el sudeste de la Patagonia) y al hecho de que los análisis vocales anteriores en la región fueron mayormente fragmentados y se centraron en localidades específicas. Dado que se requiere un análisis vocal a mayor escala en toda la Patagonia para comprender mejor los patrones vocales de la región, los objetivos de este estudio fueron: (1) describir la variación vocal a lo largo de una transecta a gran escala en el este de la Patagonia; (2) estudiar en detalle las características de los cantos atípicos presentes en el noreste de la Patagonia; (3) analizar la transición entre los cantos de esta área y aquellos que se presentan hacia el norte (Espinal) y el sur (sudeste de la Patagonia); y (4) describir brevemente la variación en la coloración del plumaje a lo largo de la misma transecta y su asociación con la variación vocal.

METODOLOGÍA

Grabamos los cantos de 486 Chingolos adultos que cantaban espontáneamente en septiembre de 2022 y entre octubre y noviembre de 2025 (Material Suplementario Tabla S1). Las grabaciones se realizaron a lo largo de una transecta norte-sur (N-S) de aproximadamente 1500 km desde Santa Rosa (provincia de La Pampa), a través de las provincias de Río Negro y Chubut, hasta el Parque Nacional Monte León (provincia de Santa Cruz). Esta transecta abarcó las ecorregiones del Espinal, el Monte y la Estepa Patagónica (Morello et al. 2012), así como las zonas de transición entre ellas (Material Suplementario Fig. S1). Todas las aves fueron grabadas a corta distancia

(5–10 m en la mayoría de los casos) en localidades y rutas seleccionadas para garantizar un tamaño de muestra adecuado y una cobertura uniforme.

Utilizamos un grabador digital MixPre-3 (frecuencia de muestreo: 44.1 kHz; profundidad de bits = 24) con un micrófono direccional Sennheiser ME67 equipado con un módulo de alimentación K6 y un filtro antiviento Rycote Softie, o bien las aplicaciones móviles RØDE Rec LE v2.9.43 y Merlin (Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, NY) en un iPhone 14 Plus (frecuencia de muestreo: 44.1 kHz; profundidad de bits = 16). Todas las grabaciones se realizaron en formato .wav sin compresión. Para evitar muestrear al mismo individuo más de una vez, seguimos el criterio de Nottebohm (1969), evitando grabar a aquellos individuos que se encontraran a menos de 50 m de distancia entre sí, a menos que estuvieran cantando simultáneamente.

Todas las grabaciones fueron depositadas en la Colección Nacional de Sonidos Naturales del Museo Argentino de Ciencias Naturales ‘Bernardino Rivadavia’. Dado que los Chingolos típicamente producen un único tipo de canto con una variación despreciable entre cantos sucesivos (al menos en Argentina; Nottebohm 1969, 1975, King 1972), analizamos el canto que tenía una mejor relación señal-ruido de cada individuo. Los análisis espectrográficos se realizaron utilizando el programa Raven Pro (Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, NY, EE. UU., versión 1.6.5), con la función de ventana de Hann, un cuadro (*frame*) de 512 muestras (11.6 ms), 50% de superposición (*overlap*), un tamaño de paso (*hop size*) de 256, un ancho de banda de filtro de 3 dB de 124 Hz y un espaciado de grilla de 86.1 Hz. Primero registramos el número de notas (NN) de: 1) el tema (incluyendo el pretema), 2) el pretema por separado, y 3) el trino. También registramos el número de notas del tema con modulación de frecuencia descendente. Las siguientes variables se midieron en cada espectrograma utilizando el cuadro

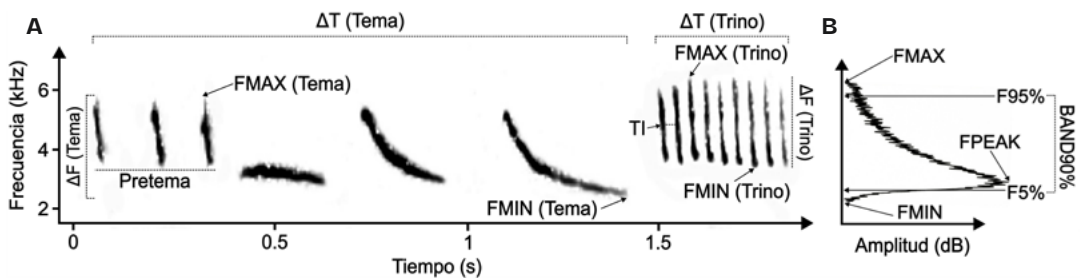


Figura 1. Espectrograma (a) y espectro de potencia (b) de un canto de *Zonotrichia capensis* patagónico que muestra las variables medidas. Abreviaciones: FMAX: frecuencia máxima; FMIN: frecuencia mínima; FPEAK: frecuencia enfatizada; ΔT : duración del tema y trino; ΔF : anchos de banda del tema y del trino; BAND90%: 90% anchos de banda del tema y del trino; TI: intervalo de trino.

de selección de Raven (Fig. 1): frecuencia máxima (FMAX), frecuencia mínima (FMIN) y duración (ΔT) tanto del tema como del trino. La duración del trino se midió desde el punto medio de la primera nota del trino hasta el punto medio de la última. La frecuencia enfatizada (FPEAK), definida como la frecuencia con la mayor energía, y las frecuencias por debajo de las cuales se contiene el 5% y el 95% de la energía total de la señal (F5% y F95%, respectivamente) fueron determinadas automáticamente por el programa. Estas variables fueron transformadas a logaritmo en base 10 ($\log_{10}$) para el análisis estadístico. Esta transformación ayuda a normalizar los datos y además se la recomienda considerando la forma en que las aves producen y perciben los sonidos (Cardoso 2013). También calculamos los anchos de banda del tema y del trino, utilizando en ambos casos: $\Delta F = \log_{10} FMAX - \log_{10} FMIN$ and $BAND90\% = \log_{10} F95\% - \log_{10} F5\%$. Finalmente, para estimar el intervalo de trino (TI), dividimos su duración por el número de espacios entre sus notas (es decir, el número de notas menos uno). En unos pocos casos donde los trinos eran muy rápidos (es decir, zumbidos o *buzzes*), el número de notas y el intervalo de trino no pudieron medirse de manera confiable, por lo que solo registramos sus variables de frecuencia acústica y duración. Es importante señalar, sin embargo, que dada la naturaleza pulsátil de los elementos sonoros que componen el zumbido, las variables de frecuencia probablemente se estiman con una gran incertidumbre (incluso al aumentar el tamaño de la ventana de la FFT) y sus valores deben interpretarse con precaución. En los casos poco frecuentes en los que el canto contenía dos trinos, registramos esta condición, pero solo medimos las variables acústicas del trino más lento.

Debido a la gran escala geográfica de este estudio, analizamos dialectos que se presentan en áreas geográficas amplias y que también son marcadamente distintos en su estructura (es decir, con o sin trino). De aquí en adelante, utilizamos el término 'regiolecto' para referirnos a estos dialectos a gran escala. Aunque este término no ha sido utilizado con frecuencia (pero véase Mundinger 1982, Pitocchelli et al. 2024), creemos que es útil para describir los cambios vocales que encontramos en el Chingolo a una escala macrogeográfica a lo largo de la extensa región patagónica, y para distinguirlos de la variación local que ocurre a escalas microgeográficas.

Analizamos el tema y el trino por separado debido a las diferencias antes mencionadas en sus patrones de variación y a que uno de los regiolectos carecía de trino. Tanto para el tema como para el trino,

realizamos un análisis de componentes principales (PCA) para comparar estadísticamente su estructura entre los regiolectos. El PCA reduce la dimensionalidad del conjunto de variables y genera un número menor de variables mutuamente independientes, lo que permite una mejor comparación de la estructura del canto. Cada PCA se realizó utilizando la matriz de correlación sin rotación. Consideramos que las variables estaban significativamente correlacionadas con un componente principal cuando el valor absoluto de su carga en el mismo era mayor que 0.7 (Tabachnick & Fidell 2007). Luego, realizamos pruebas no paramétricas de Kruskal-Wallis utilizando los valores de los componentes principales como variables dependientes y el regiolecto como variable independiente (de agrupamiento). Cuando se detectaron diferencias significativas entre los regiolectos, realizamos pruebas de Mann-Whitney de a pares para las comparaciones *post-hoc*. La manipulación de datos y todos los análisis estadísticos se realizaron utilizando el paquete *tidyverse* (Wickham et al. 2019) en R versión 4.5.1 (R Core Team 2025).

RESULTADOS

Patrón general

Encontramos un patrón claro de variación del canto a lo largo de la zona de estudio que incluyó una región sin trinos en el noreste de la Patagonia —en adelante regiolecto del Noreste de la Patagonia—, limitada al norte por el regiolecto del Espinal y al sur por el regiolecto del Sudeste de la Patagonia, ambos con trinos de características variadas (Figs. 2 & 3). El límite entre el regiolecto del Noreste de la Patagonia y el regiolecto del Espinal (de trino rápido) se ubicó a lo largo de una diagonal sudeste-noroeste (SE-NO) a través de la provincia de Río Negro (Fig. 4). Esta transición fue bastante abrupta, comenzando al sur de Playas Doradas, lo que significa que la mayor parte de la costa del golfo San Matías está ocupada por el regiolecto del Espinal, con excepción de su sector sur desde Puerto Lobos hasta Punta Norte en la península Valdés (provincia de Chubut), donde *Z. capensis* solo canta el tema. Hacia el oeste y el norte, los cantos sin trino se registraron en Sierra Grande y Sierra Pailmán, llegando prácticamente hasta la Ruta Provincial 23 y la ciudad de Valcheta. Hacia el sur, el regiolecto del Noreste de la Patagonia se extendió hasta Puerto Madryn, Trelew y Punta Tombo (en la provincia de Chubut), pero al sur de este punto los cantos con trino reaparecieron, marcando la transición hacia el regiolecto del Sudeste de la Patagonia, que está presente hacia el sur al menos hasta el Parque Nacional Monte

León, en la provincia de Santa Cruz.

Dado que los regiolectos del Espinal y del Sudeste de la Patagonia presentaron características bastante diversas a lo largo de las extensas áreas que ocupaban, en los análisis subsiguientes incluimos únicamente a los individuos ubicados a menos de 100 km del límite con el regiolecto del Noreste de la Patagonia.

Diferencias en el tema entre los regiolectos

Como es típico en el Chingolo, la parte introductoria del canto incluyó un número variable de notas tonales moduladas en frecuencia. El número y la forma de las notas variaron entre los individuos de un mismo regiolecto (ver Fig. 3), aunque los vecinos en ciertos casos compartieron variantes del tema. El número de notas, tanto en el pretema como en la totalidad del tema, fue variable, pero tendió a ser mayor en el regiolecto del Noreste de la Patagonia (Tabla 1). Una característica a destacar en los temas en el área de estudio fue la predominancia de notas con modulación de frecuencia descendente. Este rasgo es típico de los temas en el oeste y el sur de Argentina, en contraste con los de la región pampeana, donde existe una mayor proporción de notas con modulación de frecuencia ascendente (Tubaro 1990, Handford & Loughheed 1991).

El Análisis de Componentes Principales del tema extrajo cuatro factores con autovalores mayores a uno, los cuales en conjunto explicaron más del 79% de la variación en el conjunto de datos original (Tabla 2). El PC1 representó un eje caracterizado por un número

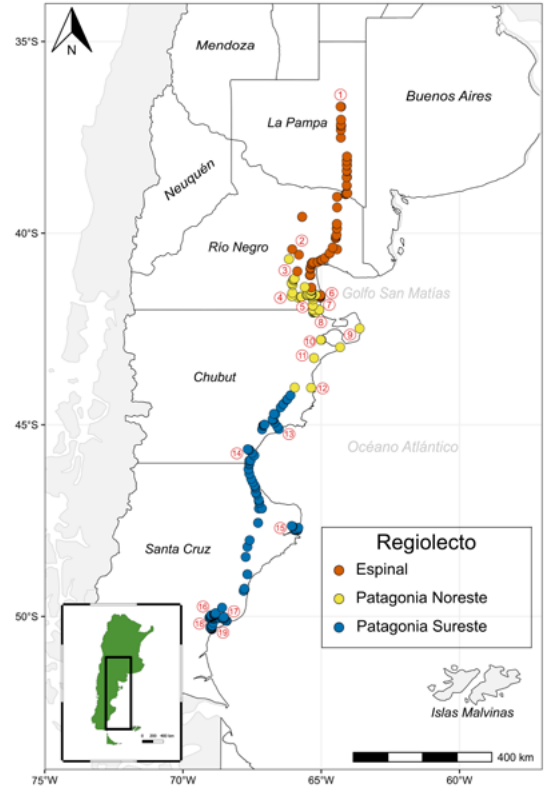


Figura 2. Localidades de muestreo para los cantos de *Zonotrichia capensis* a lo largo del este de la Patagonia, desde la provincia de La Pampa hasta el Parque Nacional Monte León. Los puntos naranjas, amarillos y azules representan a los individuos que pertenecen a los regiolectos del Espinal, del Noreste de la Patagonia y del Sudeste de la Patagonia, respectivamente. Referencias geográficas: 1) Santa Rosa, 2) Valcheta, 3) Sierra Pailémán, 4) Pueblo Nuevo, 5) Sierra Grande, 6) Playas Doradas, 7) Punta Colorada, 8) Puerto Lobos, 9) Península Valdés, 10) Puerto Madryn, 11) Trelew, 12) Punta Tombo, 13) Bahía Bustamante, 14) Comodoro Rivadavia, 15) Puerto Deseado, 16) valle del río Santa Cruz, 17) Cañadón del Puerto Santa Cruz, 18) Cañadón de los Guanacos y 19) Parque Nacional Monte León. El mapa del recuadro muestra la ubicación del área de estudio dentro de Argentina.

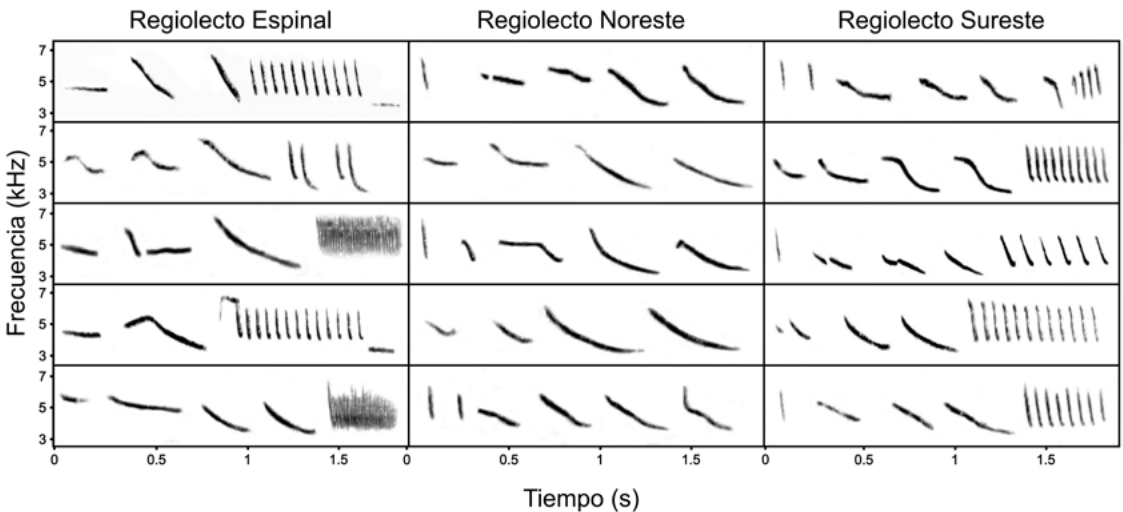


Figura 3. Cantos representativos de los tres regiolectos identificados para el *Zonotrichia capensis* en el área de estudio. Izquierda: regiolecto del Espinal, mostrando el tema y el trino rápido. Centro: regiolecto del Noreste de la Patagonia, caracterizado por la ausencia de trino. Derecha: regiolecto del Sudeste de la Patagonia, el cual también presenta un trino.

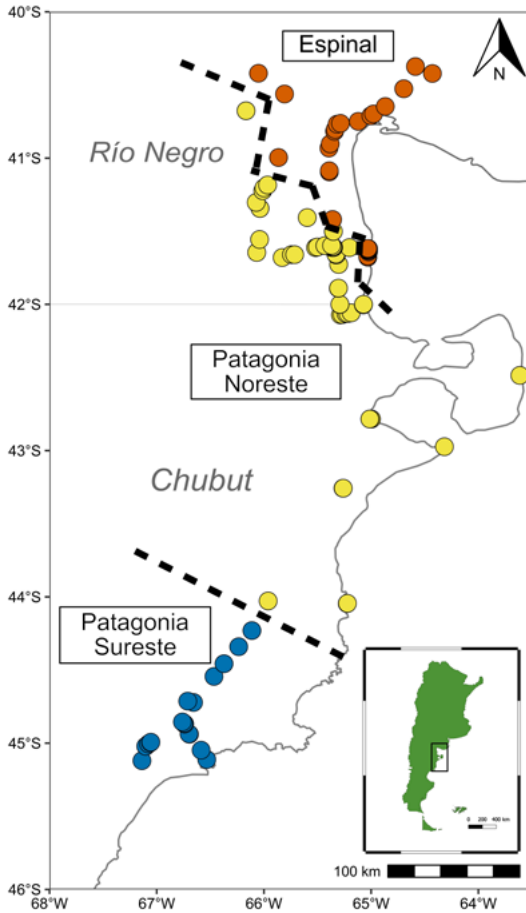


Figura 4. Localidades de muestreo de los individuos de *Zonotrichia capensis* registrados en la porción central del área de estudio. El mapa incluye a todos los individuos que cantan el regioslecto del Noreste de la Patagonia (puntos amarillos) y a los individuos que cantan los regioslectos del Espinal (naranja) y del Sudeste de la Patagonia (azul) que se encuentran más cercanos a los límites entre los regioslectos (indicados mediante líneas discontinuas negras). El mapa del recuadro muestra la ubicación de esta área dentro de Argentina.

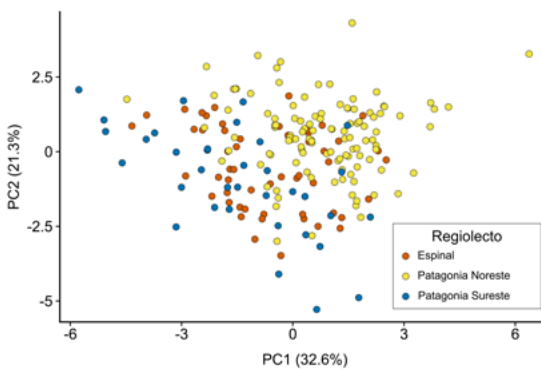


Figura 5. Distribución de los cantos de *Zonotrichia capensis* en el espacio delimitado por el PC1 y el PC2 del análisis de componentes principales (PCA) del tema, que en conjunto explican el 53.9 % de la varianza total. Los colores representan los tres regioslectos: Espinal (naranja), Noreste de la Patagonia (amarillo) y Sudeste de la Patagonia (azul).

creciente de notas en el tema y en el pretema, así como por un mayor ancho de banda del tema (estimado mediante ΔF); el número de notas con frecuencias descendentes y la duración del tema también correlacionaron positivamente con este PC, a pesar de que sus cargas estuvieron ligeramente por debajo de 0.7. El PC2 correlacionó con un ancho de banda (estimado mediante BAND90%) y una frecuencia máxima (F95%) decrecientes. Mayores valores de PC3 representaron frecuencias mínimas (F5%) más bajas. El PC4 no presentó una carga alta para ninguna variable específica y, por lo tanto, no resultó fácilmente interpretable. Los valores de PC1, PC2 y PC4 difirieron entre los regioslectos (prueba de Kruskal-Wallis ≥ 6.17 , $p \leq 0.046$). La Fig. 5 ilustra la posición de cada canto en el espacio determinado por los dos primeros PCs, mostrando una tendencia del regioslecto del Noreste de la Patagonia a separarse de los otros dos regioslectos a lo largo del PC1. Las comparaciones por pares indicaron que las puntuaciones tanto del PC1 como del PC2 fueron significativamente mayores en el regioslecto del Noreste de la Patagonia en comparación con los otros dos regioslectos ($p < 0.001$; Tabla 3). Esto indica que las aves del noreste patagónico tuvieron temas más largos con más notas (tanto en el pretema como en la totalidad del tema), un mayor número de notas con modulación descendente, frecuencias máximas (F95%) más bajas y menores anchos de banda. Por el contrario, los regioslectos del Espinal y del Sudeste de la Patagonia (al menos considerando los cantos cercanos al límite con el regioslecto del Noreste de la Patagonia) no difirieron significativamente entre sí ($p \geq 0.073$; Tabla 3).

Diferencias en el trino entre los regioslectos

Para este análisis, comparamos los regioslectos del Espinal y del Sudeste de la Patagonia, ya que el regioslecto del Noreste de la Patagonia no posee trino. Los primeros tres factores del PCA tuvieron autovaleores mayores a uno y explicaron más del 82% de la varianza total del conjunto de datos original (Tabla 2). El PC1 varió positivamente con la frecuencia mínima (tanto FMIN como F5%) y negativamente con el ancho de banda (tanto ΔF como BAND90%) y el intervalo del trino. El PC2 correspondió a un eje de frecuencia máxima creciente (tanto FMAX como F95%). Finalmente, el PC3 representó un eje de frecuencia enfatizada decreciente, a pesar de que su carga estuvo ligeramente por debajo de 0.7 (Tabla 2). Las puntuaciones del PC1 y del PC3 fueron significativamente mayores en el regioslecto del Espinal en comparación con el regioslecto del Sudeste de la Patagonia (prueba de Mann-Whitney $p \leq 0.007$; Fig. 6, Tabla 3), lo que

Tabla 1. Media $\pm$ desviación estándar de las variables del tema y del trino para el regiolecto del Noreste de la Patagonia y los cantos cercanos en los regiolectos del Espinal y del Sudeste de la Patagonia (hasta 100 km al norte y al sur de los límites representados en la Fig. 2, respectivamente). Las variables de frecuencia se expresan en hertz, la duración en segundos y el intervalo de trino en milisegundos.
¹Se excluyeron dos individuos debido a que presentaban trinos muy rápidos (zumbidos) y sus características no pudieron ser evaluadas adecuadamente.

	Regiolecto		
	Espinal (n = 55)	Patagonia Noreste (n = 108)	Patagonia Sureste (n = 35)
Variables del tema			
Frecuencia mínima (FMIN)	3101 $\pm$ 191	3057 $\pm$ 188	3151 $\pm$ 251
Frecuencia máxima (FMAX)	5747 $\pm$ 388	5868 $\pm$ 412	5908 $\pm$ 580
Ancho de banda (ΔF)	2646 $\pm$ 441	2811 $\pm$ 444	2757 $\pm$ 725
Frecuencia 5% (F5%)	3596 $\pm$ 295	3585 $\pm$ 197	3615 $\pm$ 217
Frecuencia 95% (F95%)	5169 $\pm$ 333	5048 $\pm$ 278	5124 $\pm$ 455
Ancho de banda 90% (BAND90%)	1572 $\pm$ 369	1463 $\pm$ 319	1509 $\pm$ 497
Frecuencia enfatizada (FPEAK)	4556 $\pm$ 469	4431 $\pm$ 381	4496 $\pm$ 402
Duración (ΔT)	1.237 $\pm$ 0.200	1.460 $\pm$ 0.217	0.914 $\pm$ 0.259
Número de notas (NN)	4.691 $\pm$ 1.136	5.850 $\pm$ 1.226	3.514 $\pm$ 0.981
Número de notas del pretema	0.400 $\pm$ 0.627	1.513 $\pm$ 1.150	0.514 $\pm$ 0.702
Número de notas descendentes	4.000 $\pm$ 1.388	5.416 $\pm$ 1.771	3.257 $\pm$ 0.950
Variables del trino	(n = 55)		(n = 33) ¹
Frecuencia mínima (FMIN)	3833 $\pm$ 350	-	3293 $\pm$ 355
Frecuencia máxima (FMAX)	6215 $\pm$ 398	-	6231 $\pm$ 613
Ancho de banda (ΔF)	2382 $\pm$ 468	-	2939 $\pm$ 653
Frecuencia 5% (F5%)	4250 $\pm$ 432	-	3714 $\pm$ 359
Frecuencia 95% (F95%)	5610 $\pm$ 352	-	5606 $\pm$ 462
Ancho de banda 90% (BAND90%)	1360 $\pm$ 380	-	1892 $\pm$ 551
Frecuencia enfatizada (FPEAK)	4885 $\pm$ 599	-	4934 $\pm$ 664
Duración (ΔT)	0.336 $\pm$ 0.060	-	0.436 $\pm$ 0.211
Número de notas (NN)	12.636 $\pm$ 5.212	-	6.152 $\pm$ 6.695
Intervalo de trino (TI)	30 $\pm$ 20	-	140 $\pm$ 90

indica que el primero tuvo frecuencias mínimas más altas, frecuencias enfatizadas más bajas, menores anchos de banda y trinos más rápidos.

Aunque los trinos del regiolecto del Espinal son, en promedio, mucho más rápidos que los del regiolecto del Sudeste de la Patagonia, ambos poseen una variación considerable en sus intervalos de trino. Esto se hace evidente al considerar la transecta completa, incluyendo aquellas aves grabadas más alejadas de los límites con el regiolecto del Noreste de la Patagonia (Fig. 7). La variación es notable en algunas localidades, especialmente en el sudeste de la Patagonia, como resultado de patrones microgeográficos de variación del canto similares a los descritos recientemente en el Parque Nacional Monte León (Tubaro et al. 2026).

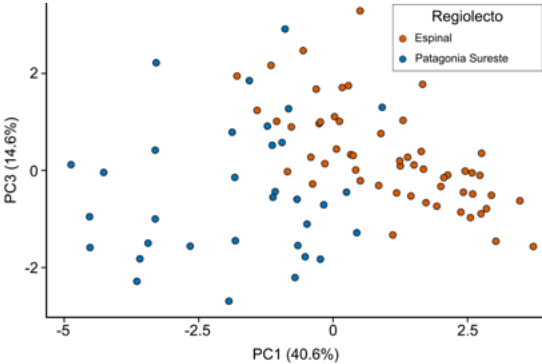


Figura 6. Distribución de los cantos de *Zonotrichia capensis* en el espacio delimitado por el PC1 y el PC3 del análisis de componentes principales (PCA) del trino, que en conjunto explican el 55,2 % de la varianza total. Los colores representan los regiolectos: Espinal (naranja) y Sudeste de la Patagonia (azul).

Tabla 2. Cargas, autovalores y varianza explicada por cada componente principal de los PCA realizados sobre las variables del tema y del trino. Los valores en negrita indican las cargas factoriales con un valor absoluto mayor a 0.7.

Variable	Tema				Trino		
	PC1	PC2	PC3	PC4	PC1	PC2	PC3
Frecuencia mínima (FMIN)	-0.566	0.075	-0.557	-0.231	0.940	-0.119	-0.158
Frecuencia máxima (FMAX)	0.589	-0.461	-0.280	0.443	0.197	0.878	-0.047
Ancho de banda (ΔF)	0.775	-0.377	0.147	0.462	-0.737	0.608	0.116
Frecuencia 5% (F5%)	-0.329	0.191	-0.759	0.444	0.924	-0.049	-0.287
Frecuencia 95% (F95%)	0.197	-0.767	-0.470	-0.122	0.258	0.845	-0.340
Ancho de banda 90% (BAND90%)	0.406	-0.748	0.209	-0.434	-0.770	0.552	0.085
Frecuencia enfatizada (FPEAK)	-0.060	-0.416	-0.486	-0.380	0.289	0.396	-0.687
Duración (ΔT)	0.688	0.330	-0.160	-0.080	-0.453	-0.522	-0.398
Número de notas (NN)	0.761	0.442	-0.190	-0.165	0.548	0.145	0.515
Número de notas pretema	0.724	0.325	-0.232	-0.040	-	-	-
Número de notas descendientes	0.649	0.459	-0.176	-0.334	-	-	-
Intervalo de trino (TI)	-	-	-	-	-0.704	-0.296	-0.565
Autovalores	3.583	2.340	1.635	1.155	4.062	2.712	1.460
% Varianza explicada	32.570	21.270	14.870	10.500	40.620	27.120	14.600

Tabla 3. Comparaciones *post-hoc* por pares (pruebas U de Mann-Whitney) para los componentes principales del PCA. Para el tema, la tabla incluye los componentes principales que difirieron significativamente entre los regiolectos según la prueba de Kruskal-Wallis. Para el trino, debido a que solo se compararon dos regiolectos, la tabla incluye todos los PCs. Se informan el estadístico *U*, el valor *Z* ajustado y los valores de *p* ajustados por Holm. Las diferencias significativas (*p* ajustado menor a 0.050) se destacan en negrita.

	PC	Contraste	U-estadístico	Z-ajustado	p ajustado
Tema	PC1	Espinal vs. Patagonia Noreste	1591	5.124	< 0.001
		Espinal vs. Patagonia Sureste	1178	1.779	0.075
		Patagonia Noreste vs. Patagonia Sureste	3183	5.438	< 0.001
	PC2	Espinal vs. Patagonia Noreste	1828	4.323	< 0.001
		Espinal vs. Patagonia Sureste	1090	1.051	0.293
		Patagonia Noreste vs. Patagonia Sureste	2955	4.409	< 0.001
	PC4	Espinal vs. Patagonia Noreste	2939	0.568	0.570
		Espinal vs. Patagonia Sureste	690	2.251	0.073
		Patagonia Noreste vs. Patagonia Sureste	1483	2.229	0.073
Trino	PC1	Espinal vs. Patagonia Sureste	1671	6.576	< 0.001
	PC2	Espinal vs. Patagonia Sureste	771	1.172	0.241
	PC3	Espinal vs. Patagonia Sureste	1223	2.715	0.007

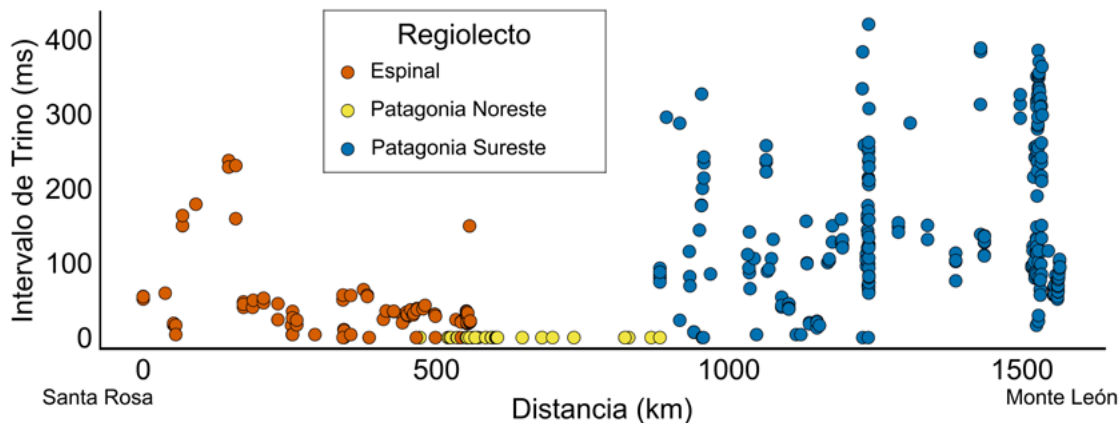


Figura 7. Intervalo del trino (IT) a lo largo de una transecta latitudinal desde Santa Rosa (provincia de La Pampa) hasta el Parque Nacional Monte León (provincia de Santa Cruz). Los colores indican los regiolectos del Espinal (naranja), del Noreste de la Patagonia (amarillo) y del Sudeste de la Patagonia (azul). Nótese la ausencia de trino en el regiolecto del Noreste de la Patagonia (TI = 0 m) y la alta variabilidad del TI en ciertos puntos tanto en el regiolecto del Espinal como, especialmente, en el del Sudeste de la Patagonia.

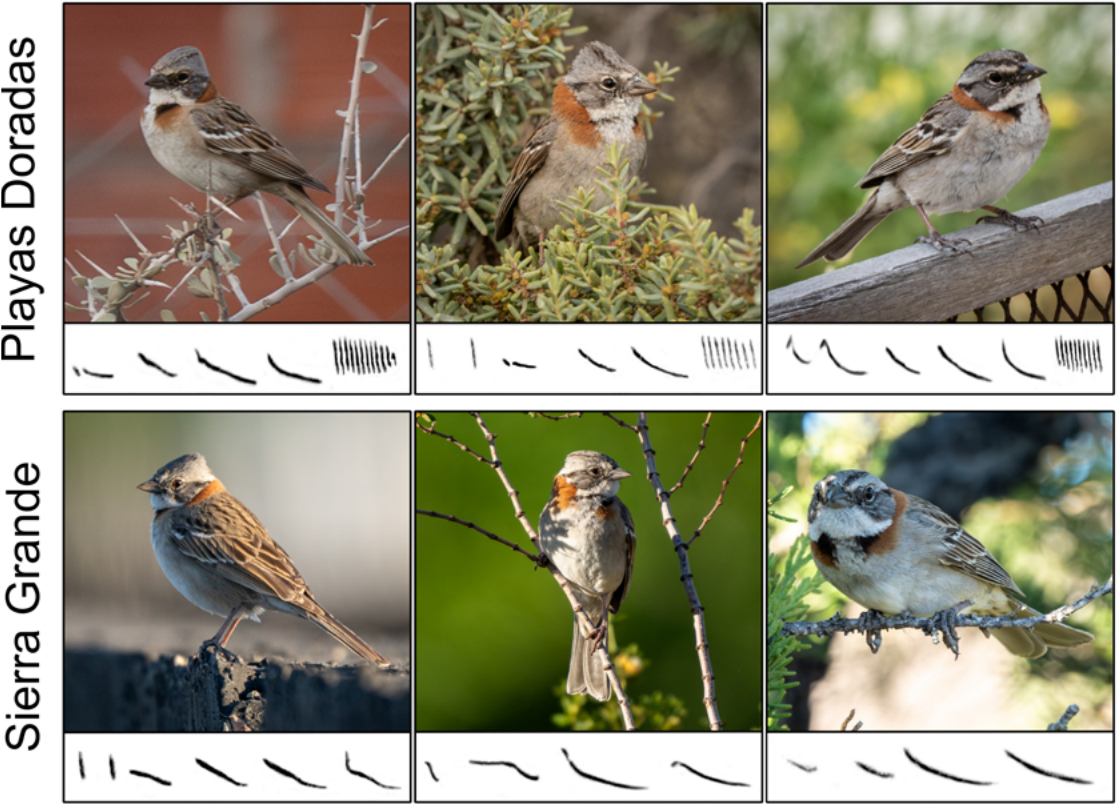


Figura 8. Fotografías y sus correspondientes espectrogramas de canto de individuos de *Zonotrichia capensis* de la zona de transición. Arriba: tres individuos de Playas Doradas que exhiben variación en la presencia de las líneas negras de la corona pero cantan el dialecto del Espinal (canto con trino). Abajo: tres individuos de Sierra Grande que muestran una variabilidad similar en el plumaje, pero cantan el regiolecto del Noreste de la Patagonia (cantos sin trino). Fotografías de AIC.

Relación entre las características del canto y el plumaje

Aunque se han descripto más de veinte subespecies a lo largo de la extensa distribución del Chingolo (Chapman 1940, pero véase Handford 1985), la subespecie patagónica *Z. c. australis* es la más diferenciada morfológicamente, ya que se caracteriza por la ausencia de las típicas líneas negras de la corona (y un plumaje generalmente más pálido con menos melamina; Lavinia et al. 2025). En base a nuestras observaciones de campo, la desaparición de estas líneas en el este de la Patagonia se hace evidente al sur de la Ruta Provincial 23, la cual divide latitudinalmente a la provincia de Río Negro. Además, a la latitud de Playas Doradas, Sierra Grande y Pueblo Nuevo, las líneas incompletas en la corona predominaron entre los individuos registrados. Sin embargo, la desaparición parcial de estas líneas negras no está asociada con la pérdida del trino, ya que registramos individuos con este fenotipo de plumaje cantando el regiolecto del Espinal en Playas Doradas y el regiolecto del Noreste de la Patagonia en Sierra Grande (Fig. 8). La desaparición completa de las líneas negras de la corona ocurre más al sur, en el este de Chubut, claramente dentro del área ocupada por el regiolecto del Noreste de la Patagonia, y este fenotipo de corona completamente gris continúa hacia el sur a lo largo de la distribución oriental de *Z. c. australis* (al menos hasta el Parque Nacional Monte León), independientemente de la reaparición de los cantos con trino en el regiolecto del Sudeste de la Patagonia al sur de Trelew. Estas observaciones indican un patrón discordante de variación geográfica entre el canto y el color del plumaje del Chingolo en el este de la Patagonia.

DISCUSIÓN

Presentamos el primer estudio detallado y a gran escala de la variación del canto del Chingolo a lo largo del este de la Patagonia, revelando la existencia de tres regiolectos: uno en el Espinal, otro en el noreste de la Patagonia y un tercero en el sudeste de la Patagonia. En particular, confirmamos la ausencia de trino en el noreste de la Patagonia, en contraste con los otros dos regiolectos con trino. La agrupación de los cantos del este patagónico en estos tres regiolectos se basó en la presencia o ausencia del trino en cantos provenientes de áreas geográficamente coherentes. Por lo tanto, los cantos fueron asignados a cada uno de estos regiolectos en función de una característica objetiva y categórica que evita tomar decisiones basadas en diferencias sutiles del canto. Cabe mencionar que, aunque los dialectos del canto en esta especie

(y otras) se han definido habitualmente sobre la base de las diferencias observadas en el canto, en algunos casos se ha demostrado posteriormente que dichas diferencias también son percibidas por las aves y, por lo tanto, pueden tener un significado biológico (ej., Williams et al. 2019, Fracas et al. 2023, Volle et al. 2024). En particular, esto se ha demostrado en el chingolo mediante las respuestas diferenciales de los machos a experimentos de playback utilizando cantos sin trino del noreste de la Patagonia y cantos que contienen trino (Tubaro 1990). Aún no sabemos si esta capacidad de percibir la diferencia entre cantos con y sin trino, y su efecto en el comportamiento del Chingolo, puede actuar como un mecanismo que restrinja el flujo génico entre los diferentes dialectos/regiolectos. Estudios previos indican que los patrones de variación genética en esta especie no son concordantes con los patrones de variación del canto, ya sea en Argentina (Nottebohm & Selander 1972, Handford & Nottebohm 1976, Loughheed & Handford 1992, 1993) o a escala continental (Loughheed et al. 2013, Campagna et al. 2014), pero es posible que solo se detecten efectos más sutiles mediante estudios genómicos detallados que se encuentran actualmente en curso.

Los dos regiolectos con trino exhiben un amplio rango de variación en el mismo. En el caso del regiolecto del Espinal, los trinos son típicamente rápidos, pero pueden alternar con poblaciones que presentan trinos más lentos, como por ejemplo aquellas en las zonas de contacto con los pastizales de la Pampa Austral (Tubaro & Segura 1994, Lijtmaer & Tubaro 2007). Aún más notorios son los patrones de variación del trino encontrados dentro del regiolecto del Sudeste de la Patagonia, donde pueden ocurrir cambios en el intervalo del trino que superan los 100 m en una distancia de tan solo unos pocos cientos de metros. Un patrón microgeográfico de este tipo fue documentado recientemente en el Parque Nacional Monte León (Tubaro et al. 2026), y en este estudio extendimos este hallazgo a varias localidades adicionales en las provincias de Santa Cruz y Chubut, que incluyen el Cañadón de los Guanacos, el Cañadón del Puerto de Santa Cruz, el valle del río Santa Cruz, el estuario de Puerto Deseado, Bahía Bustamante y Comodoro Rivadavia (análisis detallados de estos patrones microgeográficos se encuentran actualmente en curso).

Los límites entre los regiolectos también representan áreas de cambio abrupto en el canto. Estas transiciones, sin embargo, constituyen un fenómeno diferente al descrito anteriormente, ya que implican

el contacto entre dos tradiciones de canto marcadamente distintas (el regiolecto del Noreste de la Patagonia, que carece de trino, y los regiolectos con trino del Espinal y del Sudeste de la Patagonia), en lugar de la variación entre los cantos estructuralmente similares de un mismo regiolecto. El límite norte (entre los regiolectos del Noreste de la Patagonia y del Espinal) es relativamente abrupto y corre en dirección diagonal SE-NO desde la costa del golfo San Matías (entre Playas Doradas y Puerto Lobos) hacia Sierra Grande y Sierra Pailemán. El límite sur (entre los regiolectos del Noreste y del Sudeste de la Patagonia) se ubica al sur de Punta Tombo y podría extenderse a lo largo de la costa hasta Bahía Bustamante; sin embargo, la densidad de muestreo actual en esta área es insuficiente para confirmarlo.

El límite entre los regiolectos del Noreste de la Patagonia y del Espinal coincide aproximadamente con la región donde las líneas negras de la corona características de *Z. capensis* comienzan a desaparecer, dando paso a la corona gris típica de *Z. c. australis* hacia el sur. Sin embargo, parece no haber una correspondencia entre los fenotipos de plumaje y de canto, ya que los individuos con líneas incompletas en la corona en Playas Doradas cantan trinos del Espinal, mientras que 10 km hacia el oeste en dirección a Sierra Grande, individuos con el mismo fenotipo de plumaje producen los cantos sin trino del regiolecto del Noreste de la Patagonia. Más al sur, en la provincia de Chubut, los individuos con corona completamente gris también presentan cantos sin trino, los cuales son reemplazados más al sur por los cantos con trino del regiolecto del Sudeste de la Patagonia, lo que demuestra aún más la ausencia de una asociación específica entre la coloración del plumaje y los fenotipos vocales.

Debido a que la presencia o ausencia de las líneas negras de la corona tiene una base genética (Lavinia et al. 2025), la falta de asociación entre los fenotipos vocales y de coloración es consistente con la discordancia entre la variación genética y vocal que ocurre a una escala más amplia en esta especie (Nottebohm & Selander 1972, Handford & Nottebohm 1976, Loughheed & Handford 1992, 1993, Loughheed et al. 2013, Campagna et al. 2014). Específicamente, se considera que los patrones genéticos (y, por lo tanto, la morfología, incluyendo la coloración del plumaje) reflejan una historia evolutiva más profunda, superpuesta con una variación vocal más reciente (Loughheed et al. 2013). Esto no es sorprendente dado que los rasgos vocales se transmiten culturalmente y pueden estar sujetos a diferentes fuentes de variación y factores selectivos en comparación con las

características de base genética (Williams 2021). En este caso en particular, los Chingolos patagónicos podrían haber desarrollado sus diferencias de coloración durante su aislamiento en periodos glaciales hace alrededor de 400.000 años (Lavinia et al. 2025). Por lo tanto, la transición actual entre las coronas típicas con líneas negras y las coronas completamente grises en el noreste de la Patagonia corresponde a la zona de contacto secundario entre *Z. c. australis* y otra subespecie (posiblemente *Z. c. choraules*). Por el contrario, la variación vocal más compleja que encontramos podría haberse establecido de manera más reciente como consecuencia de otros procesos de base cultural (véase más abajo).

Además de la ausencia de trino, el regiolecto del Noreste de la Patagonia se caracteriza por la presencia de un pretema y una predominancia de notas con frecuencias descendentes. Sin embargo, estos atributos no son exclusivos de este regiolecto, ya que el pretema también está presente en algunos individuos de los regiolectos del Espinal y del Sudeste de la Patagonia. El aumento en el número de notas del pretema y de notas con frecuencia descendente también se acompaña de una disminución en la frecuencia mínima y un consecuente aumento del ancho de banda. Este incremento en el número de notas del pretema y del tema, así como las introducciones más largas pero trinos más cortos del regiolecto del Espinal en comparación con el del Sudeste de la Patagonia, da como resultado que no haya diferencias importantes en la duración total del canto al comparar los tres regiolectos (ver Tabla 1). Esto es consistente con los hallazgos de Handford y Loughheed (1991), quienes señalaron la existencia de una compensación entre la duración de la introducción y la del trino entre los dialectos del noroeste de Argentina.

Los estudios en la especie congénérica *Z. leucophrys* han demostrado que la introducción y el trino final del canto tienen diferentes patrones de variación y pueden cumplir diferentes funciones comunicativas (Nelson & Poesel 2007, Nelson et al. 2016). Esto es consistente con la variación presente en *Z. capensis*, donde los temas varían notablemente entre individuos dentro de cada dialecto, pero los trinos difieren principalmente entre dialectos (Nottebohm & Selander 1972, Handford & Loughheed 1991). En particular, la Hipótesis de la Señal de Alerta (Shiovitz 1975, Richards 1981, Ord & Stamps 2008) propone que la diferenciación estructural del canto constituye una adaptación para la comunicación a distancia en un entorno ruidoso. De acuerdo con esta hipótesis, la introducción del canto actuaría como un elemento

alertador que advierte a los receptores potenciales sobre la llegada de la porción informativa de la señal (el trino). Sin embargo, esta hipótesis en su forma original no puede explicar por qué la porción informativa de la señal se perdería por completo en el noreste de la Patagonia. Experimentos previos de playback también sugieren que esta hipótesis podría no aplicarse al Chingolo, ya que los machos responden tanto al canto completo como a sus componentes individuales, con respuestas similares a estímulos de playback consistentes en el tema o el trino (Simonetti et al. 1996, Tubaro et al. 1996). Esto sugiere que el tema también porta información y que las diferencias observadas entre los regiolectos podrían reflejar las condiciones particulares de propagación del sonido en los diferentes ambientes que ocupan. Esto sería consistente con el hecho de que las introducciones del canto tienden a propagarse a mayores distancias y con menor degradación que los trinos (Nelson et al. 2016, Handford & Loughheed 1991).

Existen varios factores no excluyentes que podrían explicar la singular estructura del canto encontrada en el noreste de la Patagonia y, en particular, su inusual ausencia de trino. A continuación, discutimos estos posibles factores. En primer lugar, también hemos detectado recientemente dialectos con y sin trino en la región andina de la provincia de Mendoza (Blanco et al., datos no publicados). Dado que estas poblaciones de altura están restringidas a valles relativamente aislados, creemos que la pérdida del trino en este caso puede reflejar procesos estocásticos, mediante los cuales los efectos fundadores y la deriva cultural podrían establecer fácilmente cantos incompletos; un resultado consistente con los resultados de la evolución neutral y estocástica del canto en otras aves canoras (Baker & Jenkins 1987, Williams 2021). También se ha sugerido que cuando las poblaciones son relativamente pequeñas, los elementos que son más difíciles de copiar, como los trinos rápidos, pueden perderse incluso si se propagan de manera más efectiva (es decir, con menor degradación; Hudson & Creanza 2022). Estas dos opciones, sin embargo, son más adecuadas para poblaciones pequeñas y, por lo tanto, no serían las hipótesis más apropiadas para explicar la ausencia de trino en el noreste de la Patagonia debido a la gran cantidad de individuos que cantan este regiolecto. Una tercera posibilidad es que los trinos tiendan a perderse porque no se propagan bien en ambientes extremadamente ventosos. Sin embargo, si este factor fuera decisivo, los cantos con trino no deberían reaparecer en el sudeste de la Patagonia, donde el viento también es predominante

e intenso.

Finalmente, la diferencia entre los regiolectos del Noreste y del Sudeste de la Patagonia también podría relacionarse con el comportamiento migratorio. Específicamente, las poblaciones de *Z. c. australis* del sur de la Patagonia migran (al menos parcialmente) hacia el centro y noroeste de Argentina, o incluso hacia Bolivia, al final del verano (Chapman 1940, King 1974, Handford 1985, Lisovski et al. 2025). Allí, los juveniles podrían estar expuestos a los modelos de canto con trino típicos durante sus fases sensible y sensoriomotora de aprendizaje vocal (Tubaro et al. 2026). Por el contrario, las poblaciones del noreste de la Patagonia, que son residentes permanentes y experimentan una temporada reproductiva relativamente corta (en comparación con las poblaciones del centro y norte de Argentina), podrían producir cohortes de juveniles con una exposición acústica reducida a los modelos de canto, lo que llevaría al desarrollo de cantos incompletos (es decir, que carecen de trino). Aunque esto sigue siendo especulativo, se ha demostrado que el contacto entre poblaciones migratorias y residentes de la especie congénica *Z. leucophrys* en el hemisferio norte puede dar como resultado el aprendizaje cruzado de elementos de diferentes dialectos (Baptista 1977, Heinemann 1981). Esta es una hipótesis particularmente atractiva, porque también podría explicar ciertos aspectos de los patrones desacoplados de variación en el canto y el color de la corona en *Z. c. australis*, incluyendo particularmente el hecho de que las aves que cantan el regiolecto del sur de la Patagonia tengan la estructura de canto típica de la especie con trino, pero aun así posean el patrón de corona patagónico particular sin las líneas negras. Bajo esta hipótesis del efecto de la migración, se puede explicar este desacoplamiento debido a que, aunque los juveniles podrían estar expuestos a la estructura de canto típica fuera de la Patagonia durante sus fases sensible y sensoriomotora de aprendizaje vocal, esto no puede afectar su patrón de coloración si solo se reproducen en el sur de la Patagonia y este contacto ocurre en la temporada no reproductiva.

Consideraciones finales

El análisis de una transecta de 1500 km a lo largo del este de la Patagonia reveló la presencia de tres regiolectos diferentes en *Z. capensis* que se reemplazan mutuamente en una dirección principalmente norte-sur (N-S): el regiolecto del Espinal al norte, un regiolecto central del Noreste de la Patagonia y, finalmente, el regiolecto del Sudeste de la Patagonia. Los regiolectos del Espinal y del Sudeste de la Patagonia

son típicos en términos de su estructura y patrones de variación, comparables a los dialectos encontrados en esta especie en otras regiones de Argentina. El regiolecto del Noreste de la Patagonia, por el contrario, posee una estructura singular que incluye varias notas de pretema y la ausencia de trino. Este patrón de variación vocal parece estar desacoplado de la variación de coloración del plumaje, ya que las líneas negras de la corona se pierden gradualmente a medida que se avanza hacia el sur, independientemente del regiolecto sin trino presente en el noreste de la Patagonia y de la reaparición de los cantos con trino más al sur (es decir, ambos regiolectos fueron cantados por aves con las coronas completamente grises típicas de *Z. c. australis*).

Varios factores podrían ser responsables de la presencia del inusual regiolecto presente en el Noreste de la Patagonia, donde la diferencia entre las aves migratorias del sur patagónico y las poblaciones residentes del norte patagónico podría desempeñar un rol relevante. Se necesitan estudios específicos para desentrañar los roles y la importancia relativa de estos factores, incluyendo 1) el análisis del aislamiento entre las poblaciones cercanas a los límites de estos regiolectos para comprender cómo pudieron haberse originado y cómo se mantienen estos límites relativamente abruptos, 2) experimentos de aprendizaje del canto que incluyan diversos niveles de degradación de los elementos del canto y trinos de diferentes tasas, 3) experimentos de transmisión del canto para estudiar el efecto del viento en las distintas áreas, y 4) una evaluación más detallada de los patrones migratorios de las poblaciones patagónicas, en combinación con el análisis de la cronología del aprendizaje del canto en relación con la migración.

Este estudio ejemplifica cómo los patrones de variación dentro de la Patagonia pueden ser más complejos de lo que habitualmente se asume al considerar el efecto exclusivo de los ciclos glaciales (Sérsic et al. 2011, Sánchez et al. 2024), especialmente cuando se estudian diferentes caracteres de manera simultánea. Un análisis a mayor escala que incorpora vocalizaciones, información más detallada sobre el color de la corona y datos genómicos en toda la Patagonia se encuentra en curso para comprender mejor la compleja historia evolutiva y los patrones de variación dentro de *Z. c. australis*.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a la Administración de Parques Nacionales (APN), especialmente a Mariela Gauna e

Ivanna Iuorio del Parque Nacional Monte León, por su ayuda durante el trabajo de campo. Agradecemos a Lucía Montesana, Emilio Jordán y a dos revisores anónimos por sus valiosos comentarios sobre el manuscrito. También agradecemos a Patricio I. Casale por su asistencia con la Figura S1 en el material suplementario. Este estudio contó con el apoyo del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), Argentina, y del Centre for Biodiversity Genomics, University of Guelph, Canadá.

USO DE INTELIGENCIA ARTIFICIAL

Durante el desarrollo de esta investigación, utilizamos inteligencia artificial únicamente como herramienta de asistencia para la organización y estructuración de los códigos de R empleados en los análisis estadísticos y en la preparación de las figuras. Durante la preparación del manuscrito, lo utilizamos para mejorar la gramática y la redacción de oraciones específicas.

MATERIAL SUPLEMENTARIO

Accedí al material suplementario de este artículo, visitando <https://doi.org/10.56178/eh.v41i2.1544>.

REFERENCIAS

- Baker AJ, Jenkins PF (1987) Founder effect and cultural evolution of songs in an isolated population of chaffinches, *Fringilla coelebs*, in the Chatham Islands. *Animal Behaviour* 35(6):1793-1803. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(87\)80072-6](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(87)80072-6)
- Baker MC (1975) Song dialects and genetic differences in white-crowned sparrows (*Zonotrichia leucophrys*). *Evolution* 29(2):226-241. <https://doi.org/10.2307/2407210>
- Baptista LF (1977) Geographic variation in song and dialects of the Puget Sound White-crowned Sparrow. *Condor* 79(3):356-370. <https://doi.org/10.2307/1368014>
- Barker NK (2008) Bird song structure and transmission in the Neotropics: trends, methods and future directions. *Ornitología Neotropical* 19(2):175-199. [URL: https://digitalcommons.usf.edu/ornitologia_neotropical/vol19/iss2/2]
- Blumstein DT, Turner AC (2005) Can the acoustic adaptation hypothesis predict the structure of Australian birdsong? *Acta Ethologica* 8(1):35-44. <https://doi.org/10.1007/s10211-005-0107-7>
- Boncoraglio G, Saino N (2007) Habitat structure and the evolution of bird song: a meta-analysis of the evidence for the acoustic adaptation hypothesis. *Functional Ecology* 21(1):134-142. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2006.01207.x>

- Brown TJ, Handford P (1996) Acoustic signal amplitude patterns: A computer simulation investigation of the acoustic adaptation hypothesis. *Condor* 98(3):608-623. <https://doi.org/10.2307/1369573>
- Brown TJ, Handford P (2000) Sound design for vocalizations: Quality in the woods, consistency in the fields. *Condor* 102(1):81-92. <https://doi.org/10.1093/condor/102.1.81>
- Campagna L, Kopuchian C, Tubaro PL, Loughheed SC (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(4):863-868. <https://doi.org/10.1111/bij.12272>
- Cardoso GC (2013) Using frequency ratios to study vocal communication. *Animal Behaviour* 85(6):1529-1532. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2013.03.044>
- Chapman FM (1940) Post-glacial history of *Zonotrichia capensis*. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 77:381-438
- Danner JE, Fleischer RC, Danner RM, Moore IT (2017) Genetic population structure in an equatorial sparrow: roles for culture and geography. *Journal of Evolutionary Biology* 30(6):1078-1093. <https://doi.org/10.1111/jeb.13065>
- Dooling RJ, Blumenrath SH (2013) Avian sound perception in noise. In: Brumm H (eds) *Animal communication and noise*. *Animal Signals and Communication*, vol 2. Springer, Berlin, Heidelberg. Pp. 229-250. https://doi.org/10.1007/978-3-642-41494-7_8
- Ey E, Fischer J (2009) The 'acoustic adaptation hypothesis'—a review of the evidence from birds, anurans and mammals. *Bioacoustics* 19(1-2):21-48. <https://doi.org/10.1080/09524622.2009.9753613>
- Fracas PA, Rojas Ripari JM, Mahler B, Dominguez M (2023) Yellow Cardinal (*Gubernatrix cristata*) males respond more strongly to local than to foreign dialects. *Ibis* 165(4):1318-1330. <https://doi.org/10.1111/ibi.13206>
- Francis CD, Phillips JN, Barber JR (2023) Background acoustics in terrestrial ecology. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 54(1):351-373. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-102220-030316>
- García NC, Arrieta RS, Kopuchian C, Tubaro PL (2015) Stability and change through time in the dialects of a neotropical songbird, the Rufous-collared Sparrow. *Emu – Austral Ornithology* 115(4):309-316. <https://doi.org/10.1071/MU14099>
- Handford P (1981) Vegetational correlates of variation in the song of *Zonotrichia capensis*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 8(3):203-206. <https://doi.org/10.1007/BF00299831>
- Handford P (1985) Morphological relationships among subspecies of the rufous-collared sparrow, *Zonotrichia capensis*. *Canadian Journal of Zoology* 63(10):2383-2388. <https://doi.org/10.1139/z85-352>
- Handford P (1988) Trill rate dialects in the rufous-collared sparrow, *Zonotrichia capensis*, in northwestern Argentina. *Canadian Journal of Zoology* 66(12):2658-2670. <https://doi.org/10.1139/z88-391>
- Handford P (2005) Latin accents: Song dialects of a South American sparrow. *Birding* 37:510-519
- Handford P, Nottebohm F (1976) Allozymic and morphological variation in population samples of rufous-collared sparrow, *Zonotrichia capensis*, in relation to vocal dialects. *Evolution* 30(4):802-817. <https://doi.org/10.2307/2407819>
- Handford P, Loughheed SC (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. *Condor* 93(3):644-658. <https://doi.org/10.2307/1368196>
- Hardt B, Benedict L (2021) Can you hear me now? A review of signal transmission and experimental evidence for the acoustic adaptation hypothesis. *Bioacoustics* 30(6):716-742. <https://doi.org/10.1080/09524622.2020.1858448>
- Heinemann D (1981) Song dialects, migration, and population structure of Puget Sound White-crowned Sparrows. *The Auk* 98(3):512-521. <https://doi.org/10.1093/auk/98.3.512>
- Hudson EJ, Creanza N (2022) Modeling how population size drives the evolution of birdsong, a functional cultural trait. *Evolution* 76(6):1139-1152. <https://doi.org/10.1111/evo.14489>
- Hudson WH (1920) In *Birds of La Plata*. Vol. 1. J.M. Dent & Sons, E.P. Dutton & Co, London & New York. Pp. 480
- King JR (1972) Variation in the song of the rufous-collared sparrow, *Zonotrichia capensis*, in northwestern Argentina. *Zeitschrift für Tierpsychologie* 30(4):344-373. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1972.tb00863.x>
- King JR (1974) Notes on geographical variation and the annual cycle in Patagonian populations of the Rufous-collared Sparrow *Zonotrichia capensis*. *Ibis* 116(1):74-83. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.1974.tb00224.x>
- Kopuchian C, Lijtmaer DA, Tubaro PL, Handford P (2004) Temporal stability and change in a microgeographical pattern of song variation in the Rufous-collared Sparrow. *Animal Behaviour* 68(3):551-559. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2003.10.025>
- Lavinia PD, Campagna L, Carboni M, Barreira AS, Loughheed SC, Tubaro PL, Lijtmaer DA (2025) Selection on a single locus drives plumage differentiation in the Rufous-collared Sparrow (*Zonotrichia capensis*). *Evolution* 79(7):1310-1321. <https://doi.org/10.1093/evolut/qpaf077>

- Lijtmaer DA, Tubaro PL (2007) A reversed pattern of association between song dialects and habitat in the Rufous-collared Sparrow. *Condor* 109(3):658-667. <https://doi.org/10.1093/condor/109.3.658>
- Lisovski S, Wingfield J, Ramenofsky M, Barroso O, de Aguilar JR, Valeris-Chacín CE, Jara R, Aguirre F, Quilodrán CS, Rozzi R, Sandvig E, Vásquez RA (2025) Migration in Rufous-Collared Sparrows (*Zonotrichia capensis*) from the Southernmost Tip of America. *Austral Ecology* 50(3):e70041. <https://doi.org/10.1111/aec.70041>
- Lougheed SC, Lougheed AJ, Rae M, Handford P (1989) Analysis of a dialect boundary in chaco vegetation in the Rufous-collared Sparrow. *Condor* 91(4):1002-1005. <https://doi.org/10.2307/1368093>
- Lougheed SC, Handford P (1992) Vocal dialects and the structure of geographic variation in morphological and allozymic characters in the Rufous-Collared sparrow, *Zonotrichia capensis*. *Evolution* 46(5):1443-1456. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1992.tb01135.x>
- Lougheed SC, Handford P (1993) Covariation of morphological and allozyme frequency characters in populations of the rufous-collared sparrow (*Zonotrichia capensis*). *The Auk* 110(2):179-188. <https://doi.org/10.1093/auk/110.2.179>
- Lougheed SC, Campagna L, Dávila JA, Tubaro PL, Lijtmaer DA, Handford P (2013) Continental phylogeography of an ecologically and morphologically diverse Neotropical songbird, *Zonotrichia capensis*. *BMC Evolutionary Biology* 13(1):58. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-13-58>
- Luo AR, Lipshutz S, Phillips J, Brumfield RT, Derryberry EP (2024) Song and genetic divergence within a subspecies of white-crowned sparrow (*Zonotrichia leucophrys nuttalli*). *PLoS ONE* 19(5):e0304348. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0304348>
- Mikula P, Valcu M, Brumm H, Bulla M, Forstmeier W, Petrusková T, Kempenaers B, Albrecht T (2021) A global analysis of song frequency in passerines provides no support for the acoustic adaptation hypothesis but suggests a role for sexual selection. *Ecology Letters* 24(3):477-486. <https://doi.org/10.1111/ele.13662>
- Morello J, Matteucci SD, Rodríguez AF, Silva ME (2012) Ecorregiones y complejos ecosistémicos argentinos. Orientación Gráfica Editora, Buenos Aires
- Morton ES (1975) Ecological sources of selection on avian sounds. *The American Naturalist* 109(965):17-34. <https://doi.org/10.1086/282971>
- Munding PC (1982) Microgeographic and macrogeographic variation in the acquired vocalizations of birds. *Acoustic communication in birds* 2:147-208
- Nelson DA, Poesel A (2007) Segregation of information in a complex acoustic signal: individual and dialect identity in white-crowned sparrow song. *Animal Behaviour* 74(4):1073-1084. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2007.01.018>
- Nelson DA, Szezyller E, Poesel A (2016) Alerting and message components of white-crowned sparrow song differ in structure and environmental transmission. *Behaviour* 153(3):263-285. <https://doi.org/10.1163/1568539x-00003341>
- Nottebohm F (1969) The song of the chingolo, *Zonotrichia capensis*, in Argentina: Description and evaluation of a system of dialects. *Condor* 71(3):299-315. <https://doi.org/10.2307/1366306>
- Nottebohm F (1975) Continental patterns of song variability in *Zonotrichia capensis*: Some possible ecological correlates. *The American Naturalist* 109(970):605-624. <https://doi.org/10.1086/283033>
- Nottebohm F, Selander RK (1972) Vocal dialects and gene frequencies in the chingolo sparrow (*Zonotrichia capensis*). *Condor* 74(2):137-143. <https://doi.org/10.2307/1366277>
- Ord TJ, Stamps JA (2008) Alert signals enhance animal communication in “noisy” environments. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105(48):18830-18835. <https://doi.org/10.1073/pnas.0807657105>
- Pitocchelli J, Albina A, Bentley RA, Guerra D, Youngblood M (2024) Temporal stability in songs across the breeding range of *Geothlypis philadelphia* (Mourning warbler) may be due to learning fidelity and transmission biases. *Ornithology* 142(1):1-18. <https://doi.org/10.1093/ornithology/ukae046>
- R Core Team (2025) R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing. [URL: <https://www.r-project.org/>]
- Richards DG (1981) Alerting and message components in songs of rufous-sided towhees. *Behaviour* 76(3-4):223-249. <https://doi.org/10.1163/156853981x00095>
- Richards DG, Wiley RH (1980) Reverberations and amplitude fluctuations in the propagation of sound in a forest: Implications for animal communication. *The American Naturalist* 115(3):381-399. <https://doi.org/10.1086/283568>
- Sánchez KI, Recknagel H, Elmer KR, Avila LJ, Morando M (2024) Tracing evolutionary trajectories in the presence of gene flow in South American temperate lizards (Squamata: *Liolaemus kingii* group). *Evolution* 78(4):716-733. <https://doi.org/10.1093/evolut/qpae009>
- Sérsic AN, Cosacov A, Cocucci AA, Johnson LA, Pozner R, Avila LJ, Sites JW, Morando M (2011) Emerging phylogeographical patterns of plants and terrestrial vertebrates from Patagonia. *Biological Journal of the Linnean Society* 103(2):475-494. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2011.01656.x>
- Shiovitz KA (1975) The process of species-specific song recognition by the indigo bunting, *Passerina cyanea*, and its relationship to the organization of avian acoustical behavior. *Behaviour* 128-179. <https://doi.org/10.1163/156853975x00452>
- Simonetti G, Tubaro PL, Segura ET (1996) Evaluación

- de la hipótesis de la detección alertada en el canto del Chingolo (*Zonotrichia capensis*). II. El efecto de la degradación acústica en los playbacks con cantos. *Hornero* 14(3):35-43. <https://doi.org/10.56178/eh.v14i3.997>
- Tabachnick BG, Fidell LS (2007) *Experimental Designs Using ANOVA*. Vol. 724. (Thomson/Brooks/Cole: Belmont, CA.)
- Tubaro PL (1990) Aspectos causales y funcionales de los patrones de variación del canto del chingolo (*Zonotrichia capensis*). Ph.D. Thesis. University of Buenos Aires, Buenos Aires, Argentina
- Tubaro PL, Segura ET, Handford P (1993) Geographic variation in the song of the Rufous-collared Sparrow in eastern Argentina. *Condor* 95(3):588-595. <https://doi.org/10.2307/1369603>
- Tubaro PL, Segura ET (1994) Dialect differences in the song of *Zonotrichia capensis* in the southern Pampas: A test of the acoustic adaptation hypothesis. *Condor* 96(4):1084-1088. <https://doi.org/10.2307/1369117>
- Tubaro PL, Gabelli FM, Mozetich IM, Segura ET (1996) Evaluación de la hipótesis de la detección alertada en el canto del Chingolo (*Zonotrichia capensis*). I. Experimentos con playbacks de cantos completos y fraccionados. *Hornero* 14(3):27-34. <https://doi.org/10.56178/eh.v14i3.994>
- Tubaro PL, Casale AI, Lijtmaer DA (2026) Microgeographic pattern of song variation in the Rufous-collared Sparrow (*Zonotrichia capensis*) in southern Patagonia. *EMU – Austral Ornithology* 126(1):44-56. <https://doi.org/10.1080/01584197.2025.2598303>
- Volle T, Derégnaucourt S, Chambon R, Draganoiu TI (2024) Foreign–local microdialect discrimination in a songbird, the black redstart. *Animal Behaviour* 210:113-125. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2024.01.020>
- Wickham H, Averick M, Bryan J, Chang W, McGowan LDA, François R, Golemund G, Hayes A, Henry L, Hester J, Kuhn M, Pedersen TL, Miller E, Bache SM, Müller K, Ooms J, Robinson D, Seidel DP, Spinu V, Takahashi K, Vaughan D, Wilke C, Woo K, Yutani H (2019) Welcome to the Tidyverse. *Journal of open source software* 4(43):1686. <https://doi.org/10.21105/joss.01686>
- Wiley RH, Richards DG (1978) Physical constraints on acoustic communication in the atmosphere: Implications for the evolution of animal vocalizations. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 3(1):69-94. <https://doi.org/10.1007/BF00300047>
- Williams H (2021) Mechanisms of cultural evolution in the songs of wild bird populations. *Frontiers in Psychology* 12:643343. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2021.643343>
- Williams H, Robins CW, Norris DR, Newman AE, Freeman-Gallant CR, Wheelwright NT, Mennill DJ (2019) The buzz segment of Savannah sparrow song is a population marker. *Journal of Ornithology* 160(1):217-227. <https://doi.org/10.1007/s10336-018-1611-7>