



Variación geográfica y posibles mecanismos de evolución cultural en *Microcerculus philomela*

Marcelo Araya-Salas* y Gilbert Barrantes

Universidad de Costa Rica

*marceloa27@gmail.com

Resumen

*Investigué la variación del canto en una escala microgeográfica en *Microcerculus philomela*. Esta ave tiene un repertorio de canto único aunque de alta complejidad por tener una gran cantidad de notas de tono puro realizadas a diferentes frecuencias, una característica que no se ha documentado en ninguna otra especie de ave. Comparé cantos de ocho sitios en un área de 23.4 kilómetros de diámetro en la vertiente Caribe de Costa Rica. Las aves cantaron cantos más similares a las aves de su sitio que a aves de otros sitios, mostrando una variación microgeográfica del mismo. Además, encontré varias fuentes de variación individual del canto. Las aves agregaron y omitieron notas, cantaron versiones incompletas del canto y cambiaron la frecuencia de estos entre cantos consecutivos. Estos patrones de variación parecen explicar los procesos de evolución cultural que dieron origen a los patrones de cantos actuales. Los tipos de canto parecen ser formados por la repetición de uno o dos motivos pequeños con pocos cambios en los rangos de frecuencia y el número de notas entre repeticiones. Esto sugiere que la manera en la cual se produce la versatilidad en el canto a nivel individual, en esta especie, podría ser el motor que propicia las imprecisiones en el proceso de aprendizaje creando un canto altamente inestable que tiende a variar dentro de una escala geográfica muy pequeña.*

Palabras claves: *Variación geográfica, *Microcerculus philomela*, Nightingale wren, evolución cultural*

Introducción

La variación de las vocalizaciones a nivel geográfico es un fenómeno ampliamente documentado en aves (Podos y Warren 2007). En estos casos, cada población y algunas veces subgrupos dentro de una población, cantan una variante del canto específico (Baker y Cunningham 1985). La escala geográfica en la cual se da la variación es generalmente resultado del grado de aprendizaje en el desarrollo del canto (Mundinger 1982). Las especies con un mayor grado de aprendizaje en el desarrollo de sus vocalizaciones (aves canoras, colibríes y psitácidos) tienen tipos de canto que abarcan una menor extensión geográfica (usualmente unos pocos kilómetros entre estos) y generalmente estos no coinciden con una variación genotípica entre las poblaciones (Kroodsma y Miller 1982). Por el contrario, en especies con un mayor componente innato un solo tipo de canto ocurre a través de grandes extensiones geográficas y los diferentes tipos de canto suelen reflejar las variantes genotípicas de las especie (Tubaro 1999).

Las diferencias en los patrones geográficos se dan debido a un mayor grado de flexibilidad en el desarrollo del canto cuando este tiene un alto aprendizaje (Olofsson y Servedio 2008). Las aves que aprenden el canto, al contrario de las que tienen un canto genéticamente en mayor grado, pueden desarrollar cantos semejantes a los de otras aves de su especie

aunque estos no estén emparentados. Esto propicia un proceso de evolución cultural que puede acelerar la divergencia entre poblaciones (Lachlan y Servedio 2004). En este proceso los cantos evolucionan en una forma semejante a la evolución genética (Mundinger 1980; Olofsson y Servedio 2008) donde el surgimiento y establecimiento de nuevas variantes del canto dentro de una población puede ser el resultado de cambios originados por imprecisiones en el proceso de aprendizaje (Jenkins 1978). Sin embargo los mecanismos que generan la variación son poco conocidos.



Microcerculus philomela, foto cortesía de Diego Quesada



La variación de los patrones del canto a diferentes niveles pueden aportar información sobre las estrategias de aprendizaje vocal. Por ejemplo cuando la variación geográfica no presenta traslape alguno entre las variantes, estas sugieren una fuerte presión selectiva favoreciendo la imitación del canto local (Lachlan *et al.* 2004). De manera similar, las diferencias vocales entre individuos que comparten la misma variante del canto han permitido documentar las “imperfecciones” que favorecen la deriva cultural (Jenkins 1977). Por tanto, la descripción de la variación dentro y entre poblaciones podría ayudarnos a entender los mecanismos que facilitan la divergencia en los cantos aprendidos. El objetivo de este trabajo fue investigar la variación geográfica del canto de *Microcerculus philomela* en la región Atlántica de Costa Rica. En esta especie ya se ha sugerido la variación microgeográfica del canto (Stiles 1983) y se han descrito patrones de variación individual inusuales en aves (Leger *et al.* 2000). En este trabajo se describen los patrones de variación del canto a nivel individual y poblacional, y con base en estos se discuten posibles mecanismos de evolución cultural.

Métodos

El estudio lo llevé a cabo en ocho localidades de la región norte de la zona Atlántica de Costa Rica (Figura 1): Reserva Biológica La Tirimbina

(TIR); Estación El Ceibo del Parque Nacional Braulio Carrillo (CE); Reserva Raraavis (RA); Estación Biológica La Selva (LS); Virgen del Socorro (VS) y tres sitios más ubicados dentro del Parque Nacional Braulio Carrillo (BR1, BR2, BR3). La distancia lineal entre los sitios más lejanos es de 23.4 km.

Digitalicé las grabaciones tomadas en La Tirimbina a una tasa de muestro de 48 kHz. El resto de las grabaciones se digitalizaron a 44.1 kHz. Analicé las grabaciones en el programa Raven 1.2 (Charif *et al.* 2004). Para el análisis espectrográfico usé la función de visualización Hann, un largo de marco de 917 muestras, un filtro de banda de 17.3 Hz, y la escala de grises como esquema de color. Clasifiqué los tipos de canto visualmente con base en su estructura espectrográfica. Además medí el número de notas por canto así como la frecuencia dominante (frecuencia con la mayor energía) para las primeras siete notas del canto. Con base en estas variables calculé el rango de frecuencia del canto y el índice de frecuencia del canto (sumatoria de la frecuencia fundamental de las primeras siete notas del canto, descrito por Leger *et al.* 2000). En estos análisis usé solamente los cantos más largos de cada ave.

Para determinar un parámetro con base al cual evaluar la semejanza de los diferentes segmentos del canto dentro de las 20 poblaciones, determiné la desviación estándar

de la frecuencia dominante para cada una de las siete primeras notas en los individuos con más de seis cantos. El valor máximo de todas las desviaciones estándar calculadas lo utilicé como valor umbral (umbral de variación) para determinar la semejanza entre los segmentos del canto. Para comparar los segmentos determiné la variación de cada nota al agrupar ambos segmentos a comparar. Esto lo hice alineando las notas de estos segmentos (nota uno del primer segmento con nota uno, la dos con la dos, etc.) y calculando la variación estándar para cada posición. Los segmentos que determiné como diferentes entre sí tuvieron al menos una posición con una variación mayor a la del umbral de variación.

Resultados

Variación poblacional: Los tipos de canto fueron diferentes entre sitios. El arreglo de las notas en el canto fue más similar entre individuos del mismo sitio que entre individuos de sitios distintos. Estas diferencias son claramente distinguibles a simple vista (Figura 2). Aun así, los tipos de canto de los diferentes sitios compartieron un patrón común en el arreglo de las notas. El primer segmento de todos los cantos estuvo compuesto por notas de mayor frecuencia (~ 4 kHz) y con una mayor diferencia de frecuencias entre notas adyacentes. El segundo segmento fue una serie de notas con una menor frecuencia (~2.5

kHz) y con menores diferencias de frecuencia entre notas adyacentes y en la mayoría de los sitios una o dos notas contrastantes de mayor frecuencia (Figura 2).

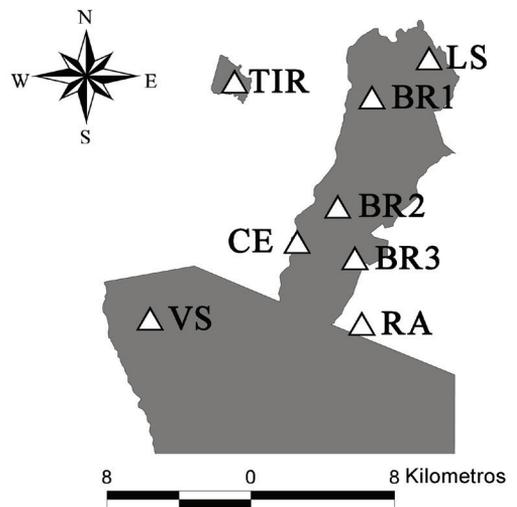


Figura 1. Sitios de estudio en el Parque Nacional Braulio Carrillo y reservas adyacentes. Reserva Biológica La Tirimbina (TIR); Estación El Ceibo del Parque Nacional Braulio Carrillo (CE); Reserva Raraavis (RA); Estación Biológica La Selva (LS); Virgen del Socorro (VS) y tres sitios más ubicados dentro del Parque Nacional Braulio Carrillo (BR1, BR2, BR3).

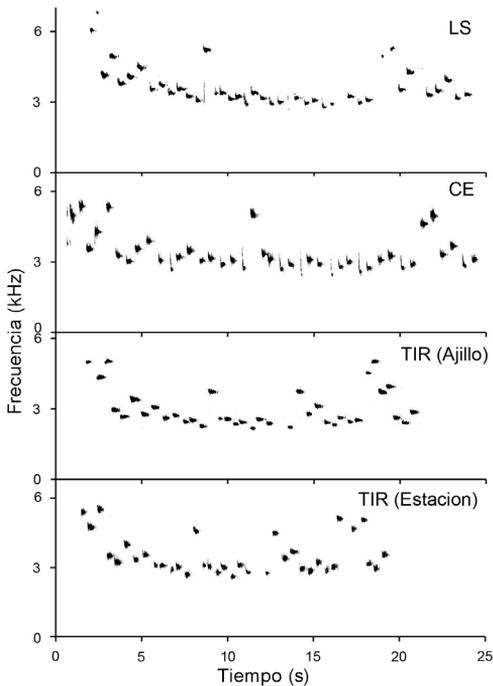


Figura 2. Espectrograma de los tipos de canto de tres sitios diferentes: La Selva (LS), El Ceibo (CE) y dos diferentes localidades en La Tirimbina (TIR; Ajillo y Estación).

El umbral de variación determinado con base en la variabilidad de la frecuencia de las notas en los individuos con más cantos fue de 557.9 Hz. En cinco poblaciones las versiones completas del canto fueron sucedidas inmediatamente después por cantos cortos compuestos por unas siete a diez notas, estos últimos con una menor frecuencia (d.e. máxima (Hz): BR1= 487; BR3= 324; VS= 213; RA= 377; LS= 398). El tipo de canto de La Selva tiene una repetición del primer segmento al final del canto (Figura 2) al igual que dos sitios del Braulio (BR1 y BR3, no mostrados). Los tipos de canto de El Ceibo, Braulio Carrillo 2 (no mostrado) y del sector Ajillo de La Tirimbina (Figura 2) tienen un tercer segmento del canto ligeramente diferente al primer segmento. Sin embargo hubo tres poblaciones con una variante a este patrón de terminación del canto. Los tipos de canto de El Ceibo y BR2 tuvieron un tercer segmento terminal adicional con respecto al resto de los cantos (d.e. max.=1274 kz). Este tercer segmento se asemeja en el arreglo de notas al primer segmento de sus respectivos cantos (Figura 2) es decir de las diferencias de frecuencia entre notas adyacentes. No obstante este segmento tuvo una frecuencia menor al del primer segmento (T pareada: $t=27.39$; $n=15$; $p<0.0001$). En La Tirimbina algunos individuos cantaban el tercer segmento y otros cantaban una repetición del primer segmento de su tipo de canto y esto estuvo relacionado a su ubicación.

Las grabaciones en este sitio se realizaron en dos sectores separados por 1.5 km de distancia. Los individuos del primer sector (sector Estación) cantaron una repetición del primer segmento (o sea un canto incompleto; d.e. max.= 544 Hz) mientras que dos individuos del segundo sector (sector Ajillo) cantaron un tercer segmento (d.e. max.= 1257 Hz; Figura 2).

Variación individual: Algunas veces una misma ave produjo uno o unos pocos cantos en los que omitían notas del canto: 30 de las 37 aves de los sitios con mayor cantidad de individuos grabados omitieron una nota que estaba presente en el canto prevalente de la población. El canto prevalente fue definido como el canto compartido por la mayoría de individuos en cada población. Otra característica del canto que varió ampliamente fue el número de notas. El canto podía detenerse en casi cualquier nota, sin embargo los cantos fueron en mayor proporción de pocas (7 a 10) o muchas notas (más de 30), y en menor proporción de un número intermedio. Una tercera fuente de versatilidad fue la frecuencia del canto. Las aves generalmente cambiaban la frecuencia del canto entre cantos consecutivos, como si subieran o bajarán el canto completo con respecto a la frecuencia, sin afectar el arreglo de notas, es decir la posición relativa de las notas entre sí. El número de notas del canto se encontró positivamente correlacionado

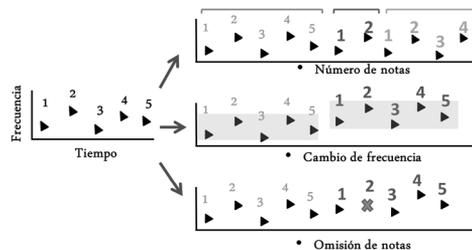


Figura 3. Esquema de los mecanismos de variación individual en el canto de *Microcerculus philomela*. El esquema presenta un canto hipotético de cinco notas y los tres tipos de modificaciones que fueron documentadas.

con el índice de frecuencia del canto (para los individuos con seis o más cantos: promedio de $r=0.56$; $\text{max}=86$; $\text{min}=31$) y la correlación fue significativa en tres de los cinco individuos analizados. Estos mecanismos de variación individual están gráficamente representados en la Figura 3.

Discusión

Encontré un tipo de canto predominante en siete sitios, los cuales se localizan en un área geográfica muy pequeña. Los únicos sitios que compartieron un tipo de canto fueron los sitios vecinos LS y BR1 lo que indica que contienen la misma población. Este nivel de variación geográfica del canto puede resultar de la imitación del canto de aves vecinas, si



suponemos un intercambio genético entre poblaciones. En este escenario las aves en su área de reproducción copian el canto de los vecinos generando un alto grado de similitud entre ellas. Esto puede ser explicado por el alto nivel de aprendizaje reportado en otras especies de la familia Troglodytidae (Kroodsma *et al.* 1999). La mayoría de los soterréis son aves altamente territoriales y los miembros de esta familia presentan gran variedad de interacciones sociales (Perrins 2003), comportamientos que se ha sugerido promueven el surgimiento del aprendizaje en el canto (Nottebohm 1972). Al menos seis otros géneros de soterréis han mostrado evidencia directa o indirecta de aprendizaje en el canto (Mundinger 1982; Kroodsma 1985; Morton *et al.* 1986; Catchpole y Rowell 1993; Price 1998; Kroodsma *et al.* 2002).

En una localidad dada todas las aves grabadas compartieron, aunque con pequeñas variaciones entre individuos, el mismo arreglo de notas en el canto. Stiles (1983) había sugerido un patrón de un único tipo de canto por sitio, basado en muchas más observaciones de aves y sitios que el presente estudio. Aunque este estudio no cubrió el rango completo de distribución de la especie en el área, la información disponible indica un patrón de distribución espacial de los cantos con un tipo de canto predominante por sitio. El hecho de haber encontrado un tipo de canto predominante por sitio sumado a las

observaciones de Stiles (1983) en otros sitios sugieren un modo de aprendizaje del canto de post-dispersión y la existencia de dialectos locales en esta especie (Thompson 1970).

Hubo variación en la frecuencia y el largo del canto en todos los individuos. Ambas fuentes de variación fueron observadas anteriormente por Leger y colaboradores (2000) en esta especie. La variación en el largo del canto ha sido reportada como respuesta a la reproducción de cantos de la propia especie (playback) o a la presencia de depredadores (Heymann y Bergmann 1988). El cambio en la frecuencia se ha relacionado más bien a diferentes niveles de agresividad en interacciones entre machos (Hill y Lein 1987) o contracantos (“song matching”; Horn *et al.* 1992) en *Poecile atricapillus*. Leger y colaboradores (2000) sugirieron que estas dos fuentes de variación son mecanismos para aumentar la versatilidad del canto en especies con un repertorio de un solo canto. La versatilidad del canto podría modificar la percepción del canto por parte del receptor e impedir la habituación (Yasukawa *et al.* 1980). En otras especies de aves los cantos largos han sido positivamente correlacionados con la preferencia de las hembras (Baker *et al.* 1986; Ammer y Capp 1999) aunque un estudio reciente mostró que esta preferencia no es el patrón más común en aves oscines (Byers y Kroodsma 2009).

En *M. philomela* los patrones de variación parecen explicar el mecanismo que produjo los

arreglos de notas de los cantos actuales. La Tirimbina, El Ceiboy Braulio Carrillo 2 tuvieron un segmento terminal del canto el cual no tuvo un equivalente en los otros tipos de canto. En La Tirimbina se encontraron aves con y sin este segmento terminal. Este segmento terminal se asemeja al primer segmento del canto de cada sitio respectivamente. Yo especulo que la forma en que las aves generan versatilidad en el canto podría ser el mecanismo que explica el proceso de evolución cultural que produjo los cantos actuales. Los segmentos terminales distintos se podrían originar de los procesos de repetir cantos cortos y de menor frecuencia al final del canto. Un proceso de evolución cultural como este produciría una repetición de un segmento del canto con una frecuencia ligeramente diferente, lo que coincide con lo observado en tres poblaciones de *M. philomela* en esta investigación. En este proceso la nueva variante del segmento podría ser copiada por otros machos y así aumentar su frecuencia en la población a través del tiempo hasta llegar a ser el tipo de canto predominante. En otras especies de aves con aprendizaje en el canto se han sugerido fuentes de variación similares como las causas principales de la evolución cultural de los cantos (Lemon 1975; Nelson *et al.* 2004). La evolución cultural del canto puede ser promovida por la preferencia de las hembras hacia la versatilidad en el canto, la cual ha sido documentada en otras especies de aves (Lampe y Saetre 1995, Ammer y Capp 1999)

y sugerida como el principal mecanismo en la divergencia de caracteres sexuales secundarios (Catchpole 1987; Andersson 1994). No obstante, incluso en la ausencia de selección favoreciendo la variabilidad del canto, la generación de variantes puede ser mantenida en el tiempo por deriva cultural. Se ha propuesto que una rápida evolución cultural puede reducir la diversidad dentro de las poblaciones e incrementar la divergencia entre las mismas (Lynch 1996). Un proceso acelerado de evolución cultural pudo haber generado la variación del canto a una escala geográfica pequeña y la distribución espacial de bloques de los tipos de canto en esta especie.

Este estudio confirma la existencia de cantos locales en *M. philomela* en la región Atlántica de Costa Rica e identifica además las principales diferencias dentro y entre los cantos de las poblaciones. También sugiere una distribución de mosaico de los tipos de canto en el área. Este estudio sugiere además un proceso de evolución cultural del canto donde la versatilidad del canto promueve la evolución y al mismo tiempo determina la estructura de las nuevas variantes del canto. Trabajos como el presente estudio constituyen un paso fundamental para entender la diversidad en el comportamiento vocal de las aves presentes en los trópicos.



Agradecimientos

Quiero agradecer a Gilbert Barrantes y William Eberhard por la discusión de ideas en el desarrollo de este trabajo. Agradezco a la Organización de Estudios Tropicales y la Asociación Ornitológica de Costa Rica por apoyo logístico y financiamiento. También agradezco a Borrór Laboratory of Bioacoustics, Laboratorio de Bioacústica de la Universidad de Costa Rica, Florida Museum of Natural History, Macaulay Library, Alex Villegas, David Bradley, Gerardo Obando, y Julio Sánchez por acceso a grabaciones.

Referencias

Ammer, F. y M. Capp, 1999. Song versatility and social context in the bobolink. *Condor* 101: 686–688.

Andersson, M. 1994. *Sexual selection*. Princeton, New Jersey: Princeton University Press.

Baker, M. C., T. K. Bjerke, H. Lampe, e Y. Espmark. 1986. Sexual Response of Female Great Tits to Variation in Size of Males' Song Repertoires. *The American Naturalist* 128: 491–498.

Byers, B. E. y D. E. Kroodsma. 2009. Female mate choice and songbird song repertoires. *Animal Behaviour* 77: 13–22.

Catchpole, C. 1987. Bird song, sexual selection and female choice. *Trends in Ecology & Evolution*

2: 94–97.

Catchpole, C. K. y A. Rowell. 1993. Song sharing and local dialects in a population of the European wren *Troglodytes troglodytes*. *Behaviour* 12567e78: 67–78.

Heymann, J. y H. H. Bergmann. 1988. Incomplete song strophes in the chaffinch *Fringilla coelebs*. *Bioacoustics* 1: 25–30.

Hill, B. y M. Lein. 1987. Function of frequency-shifted songs of black-capped chickadees. *Condor*: 89: 914–915.

Horn, A., M. Leonard y L. Ratcliffe. 1992. Frequency variation in songs of black-capped chickadees (*Parus atricapillus*). *The Auk* 109: 847–852.

Jenkins, P. F. 1977. Cultural transmission of song patterns and dialect development in a free-living bird population. *Animal Behaviour* 26: 50–78.

Kroodsma, D. E. 1985. Geographic variation in songs of the bewick's wren: a search for correlations with avifaunal complexity. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 16: 143–150.

Kroodsma, D., W. Liu, E. Goodwin y P. Bedell. 1999. The ecology of song improvisation as illustrated by North American sedge wrens. *The Auk* 116 (2): 373–386.

Kroodsma, D. y E. H. Miller. 1982. Learning and the ontogeny of Sounds Signals in Birds.

- En: D. K. Kroodsma y E. H. Miller, eds. *Acoustic communication in birds*. New York: Academic Press, INC.
- Kroodsma, D. E., R. W. Woods y E. A. Goodwin. 2002. Falkland Island Sedge Wrens (*Cistothorus platensis*) imitate rather than improvise large song repertoires. *The Auk* 119: 523–528.
- Lachlan, R. M. Servedio. 2004. Song learning accelerates allopatric speciation. *Evolution* 58: 2049–63.
- Lachlan, R. F., V. M. Janik y P. J. B. Slater. 2004. The evolution of conformity-enforcing behaviour in cultural communication systems. *Animal Behaviour* 68: 561–570.
- Leger, D. W., K. E. Brooks y J. E. O'Brien. 2000. Versatility from a single song: the case of the nightingale wren. *The Auk* 117: 1038–1042.
- Lemon, E. R. 1975. How birds develop song dialects. *The Condor* 77: 385–406.
- Lynch, A. 1996. The population memetics of birdsong. En: D.E. Kroodsma y E.H. Miller, *Ecology and evolution of acoustic communication in Birds*. Ithaca, New York: Comstock.
- Morton, E. S., S. L. Gish y M. Vandervoort. 1986. On the learning of degraded and undegraded songs in the Carolina Wren. *Animal Behaviour* 34: 815–820.
- Mundinger, P. C. 1980. Animal Cultures and a General Theory of Cultural Evolution. *Ethology and Sociobiology* 223: 183–223.
- Mundinger, P. 1982. Microgeographic and macrogeographic variation in the acquired vocalizations of birds. Pp 147–208 en: D.E, Kroodsma y E.H. Miller, eds. *Acoustic communication in birds*, vol 2. New York, New York: Academic Press.
- Nelson, D., K. Hallberg y J. Soha. 2004. Cultural evolution of Puget sound white-crowned sparrow song dialects. *Ethology* 110: 879–908.
- Nottebohm, F. 1972. The Origins of Vocal Learning. *The American Naturalist* 106: 116–140.
- Olofsson, H. y M. R. Servedio. 2008. Sympatry affects the evolution of genetic versus cultural determination of song. *Behav. Ecol.* 19: 596–604.
- Perrins, C. 2003. *Firefly encyclopedia of birds*, 1ª edn. New York: Firefly Books.
- Podos, J. y P. S. Warren. 2007. The evolution of geographic variation in birdsong. Pp. 403–458 en: H. J. Brockmann, M. Naguib, K. E. Wynne-Edwards, C. Barnard y M. John, eds. *Advances in the study of behavior*, Vol. 37. New York, New York: Academic Press.
- Price, J. J. 1998. Family- and Sex-Specific Vocal Traditions in a Cooperatively Breeding Songbird. *Proceedings: Biological Sciences* 265: 497–502.
- Stiles, F. G. 1983. The taxonomy of *Microcerculus wrens* (Troglodytidae) in Central America. *The Wilson Bulletin* 95: 169–182.



Thompson, W. L. 1970. Song variation in a population of indigo buntings. *The Auk* 87: 58–71.

Tubaro, P. L. 1999. Bioacústica aplicada a la sistemática, conservación y manejo de poblaciones naturales de aves. *Revista Española de Etología* 32: 19–32.

Yasukawa, K., J. Blank y C. Patterson. 1980. Song repertoires and sexual selection in the red-winged blackbird. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 7: 233–238.

