

**Universidad de Costa Rica
Facultad de Ciencias
Escuela de Biología**

**Influencia del hábitat y del aislamiento geográfico en la
estructura del canto y morfología de cinco especies del género
Cathartes (Turdidae)**

**Tesis de grado para optar por el grado de Licenciatura en Biología
con énfasis en Zoología**

César Sánchez Morales

943304

Ciudad Universitaria Rodrigo Facio

2005

Resumen

Múltiples razones son responsables por la variación en los cantos de las aves, por lo tanto, aquí se examinó la influencia que tiene la estructura del hábitat en el canto de cinco especies del género *Catharus* (Turdidae). También, se estudió la variación geográfica en el canto y morfología de una de estas especies (*Catharus gracilirostris*), especie endémica a Costa Rica y Panamá. Las especies estudiadas habitan zonas boscosas, y cada una ocupa hábitats distintos, los que a su vez difieren en sus características estructurales, convirtiéndolos en escenarios con diferentes cualidades para la transmisión de sonido. Los resultados obtenidos muestran gran variación en el canto tanto intra como interespecífica, con especies que producen apenas un canto hasta otras con trece o más, además las frecuencias producidas varían desde tonos puros hasta sonidos altamente modulados. A pesar de tal variación, se encontró relación entre las características del canto, con la estructura del hábitat. Estas características concuerdan con las predicciones de la hipótesis de adaptación acústica, según la cual especies que viven en hábitats más densos, poseen cantos con frecuencias más bajas. Por otro lado, los resultados muestran que existe variación geográfica en los cantos de *Catharus gracilirostris*, pero no así en la morfología de los individuos de cuatro poblaciones estudiadas. Estas poblaciones están separadas por pasos bajos de montaña que actúan como barreras, para la dispersión de individuos entre las poblaciones. Los datos sugieren que el aislamiento ha producido diferencias en los cantos, pero el tiempo de aislamiento no ha sido suficiente para generar cambios en la

morfología de las poblaciones, o es posible que exista cierta dispersión entre las poblaciones más cercanas y con menores barreras.

Palabras clave: *Catharus*, Turdidae, canto, vocalización, morfología, hábitat, variación geográfica.

Universidad de Costa Rica
Facultad de Ciencias Básicas
Escuela de Biología

Influencia del hábitat y del aislamiento geográfico en la estructura del canto y morfología de cinco especies del género *Catharus* (Turdidae)

Proyecto de Tesis para optar por el grado de Licenciatura en Biología con énfasis en Zoología

Postulante:
César Sánchez Morales

Ciudad Universitaria Rodrigo Facio
II Semestre 2004

Este trabajo Final de Graduación fue aprobado por la comisión del Programa de Licenciatura de la Escuela de Biología de la Universidad de Costa Rica, como requisito parcial para optar por el grado de Licenciatura en Zoología.

Miembros del Tribunal Examinador

Ph. D. Gilbert Barrantes
Director de Trabajo Final de Graduación



Ph. D. Virginia Solís
Directora de la Escuela de Biología



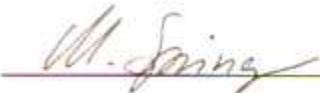
M. Sc. Daniel Briceño
Miembro del Tribunal



Ph. D. Gustavo Gutiérrez
Miembro del Tribunal



M. Sc. Monika Springer
Miembro del Tribunal



César Sánchez Morales
Postulante



Ciudad Universitaria Rodrigo Facio, 10 Enero del 2006

Dedicatoria

"It is often difficult to conjecture whether the many strange cries and notes uttered by male birds during the breeding-season serve as a charm or merely as a call to the female".

Charles Darwin

The descent of man, and selection in relation to sex. 1871

Agradecimientos

A mi familia por todo su apoyo y cariño durante toda la carrera, a Julio, mi padre por haberme introducido al fascinante mundo de las aves. A la Asociación Ornitológica de Costa Rica por financiar parcialmente las giras de la tesis. A Idea Wild, por la donación de equipo indispensable para la investigación. A los miembros de mi comité por toda la ayuda brindada a lo largo del desarrollo de la investigación, a Daniel por permitirme hacer uso de su oficina y equipo, sin el cual esta investigación habría sido imposible concluir. A Gustavo por las discusiones enriquecedoras, además, gracias especiales a Gibi, por muchas razones, desde su ayuda en el campo, hasta por la generación de ideas, pero además por su amistad, y ser fuente de inspiración. A los miembros del Comité Revisor de Anteproyectos de Graduación, por su colaboración y consejos. A Maritza "Mari", por su gran ayuda, sin ella, no estaría presentando esta tesis, muchísimas gracias. A la familia Solano Quesada, por permitirme muestrear en Padua, y por su gran amistad. A Federico Valverde y Edgardo Arevalo, por su hospitalidad en la Reserva Biológica Cerro de la Muerte y en Monteverde, respectivamente. A Tania Chavarría, por toda la ayuda durante las giras a la zonas altas. Finalmente, muchos amigos me ayudaron enormemente de una u otra manera en la investigación, a todos gracias: Pablo Allen, Esteban Biamonte, Eduardo Chacón, Leo Chavez, Ramsa Chavez, Laura Chavarría, William Eberhard, Branko Hilje, Donald Kroodsma, Daniel Martínez, Viviana Ruiz, Andrea Quesada, Luis Sandoval y aquellos que olvido mencionar. Y a Adriana López, por impulsarme y apoyarme, aún a la distancia.

Indice General

| Contenido | Página |
|---|--------|
| Dedicatoria | III |
| Agradecimientos | IV |
| Indice General | V |
| Indice de Figuras | VI |
| Indice de Cuadros | VII |
| Resumen | VIII |
| 1.1 Justificación | 10 |
| 1.2 Antecedentes | 12 |
| 2.1 Marco Teórico | 18 |
| 2.2 Objetivos | 19 |
| 3.1 Métodos | |
| • Especies de Estudio | 21 |
| • Métodos y Equipo | 24 |
| • Mediciones del Hábitat | 26 |
| • Morfología de <i>Catharus gracilirostris</i> | 26 |
| • Análisis Estadístico | 27 |
| 4.1 Resultados | 28 |
| • Relación entre el hábitat y canto | 29 |
| • Variación geográfica en cantos y morfología de <i>Catharus gracilirostris</i> | 30 |
| • Elemento A | 31 |
| • Variación morfológica | 32 |
| • Efecto de las barreras y distancia geográfica en el canto | 32 |
| 5.1 Discusión | 34 |
| • Relación entre el hábitat y canto | 34 |
| • Variación geográfica en cantos y morfología de <i>Catharus gracilirostris</i> | 37 |
| 6.1 Conclusiones | 41 |
| 6.2 Glosario | 42 |
| Figuras | 44 |
| Cuadros | 49 |
| Literatura Citada | 51 |
| Anexo | |
| 1. Sitios de muestreo para cada una de las especies de <i>Catharus</i> | 61 |
| 2. Individuo de <i>Catharus gracilirostris</i> . Estación Biológica Cuerici, Cordillera de Talamanca, 2006. | 62 |

Indice de Figuras

| Contenido | Página |
|--|---------------|
| Figura 1. Distribución de <i>Catharus gracilirostris</i> (Turdidae) en Costa Rica. | 44 |
| Figura 2. Sonogramas de los cantos de las cinco especies de <i>Catharus</i> residentes en Costa Rica. a- <i>C. aurantiirostris</i> , b- <i>C. frantzii</i> , c- <i>C. fuscater</i> , d- <i>C. gracilirostris</i> , e- <i>C. mexicanus</i> . | 45 |
| Figura 3. Sonograma del elemento "A", parte del canto de <i>Catharus gracilirostris</i> . | 47 |
| Figura 4. Sonograma del silbido de <i>Catharus gracilirostris</i> . Estación Biológica Cerro de la Muerte. | 47 |
| Figura 5. Sonograma del "chuurp", producido por <i>Catharus gracilirostris</i> . Estación Biológica Cerro de la Muerte. | 48 |

Indice de Cuadros

| Contenido | Página |
|--|---------------|
| Cuadro 1. Promedios y desviaciones estándar de las variables del canto medidas para las cinco especies de <i>Catharus</i> . | 49 |
| Cuadro 2. Resultados del análisis discriminante con las variables del canto, para las cinco especies del género <i>Catharus</i> . | 49 |
| Cuadro 3. Promedios y desviaciones estándar de las variables de canto medidas para las cuatro poblaciones de <i>Catharus gracillirostris</i> | 49 |
| Cuadro 4. Promedios y desviaciones estándar de las variables medidas del elemento A para las cuatro poblaciones de <i>Catharus gracillirostris</i> . | 50 |

Resumen

Múltiples razones son responsables por la variación en los cantos de las aves, por lo tanto, aquí se examinó la influencia que tiene la estructura del hábitat en el canto de cinco especies del género *Catharus* (Turdidae). También, se estudió la variación geográfica en el canto y morfología de una de estas especies (*Catharus gracilirostris*), especie endémica a Costa Rica y Panamá. Las especies estudiadas habitan zonas boscosas, y cada una ocupa hábitats distintos, los que a su vez difieren en sus características estructurales, convirtiéndolos en escenarios con diferentes cualidades para la transmisión de sonido. Los resultados obtenidos muestran gran variación en el canto tanto intra como interespecífica, con especies que producen apenas un canto hasta otras con trece o más, además las frecuencias producidas varían desde tonos puros hasta sonidos altamente modulados. A pesar de tal variación, se encontró relación entre las características del canto, con la estructura del hábitat. Estas características concuerdan con las predicciones de la hipótesis de adaptación acústica, según la cual especies que viven en hábitats más densos, poseen cantos con frecuencias más bajas. Por otro lado, los resultados muestran que existe variación geográfica en los cantos de *Catharus gracilirostris*, pero no así en la morfología de los individuos de cuatro poblaciones estudiadas. Estas poblaciones están separadas por pasos bajos de montaña que actúan como barreras, para la dispersión de individuos entre las poblaciones. Los datos sugieren que el aislamiento ha producido diferencias en los cantos, pero el tiempo de aislamiento no ha sido suficiente para generar cambios en la

morfología de las poblaciones, o es posible que exista cierta dispersión entre las poblaciones mas cercanas y con menores barreras.

Palabras clave: *Catharus*, Turdidae, canto, vocalización, morfología, hábitat, variación geográfica.

1.1 Justificación

El estudio de las características bioacústicas de las aves tropicales y los factores que las afectan han sido pobremente estudiados (Budney y Groetke 1997; Kroodsma *et al.* 1996). Para muchas especies su canto no es conocido, y para la gran mayoría no existen descripciones detalladas que incorporen la variación en las características físicas y temporales de dichas vocalizaciones. La mayoría de estudios relacionados con cantos de aves se han realizado en zonas templadas (Stutchbury y Morton 2001). Estos estudios han demostrado que algunos factores generan variación en las características del canto, por ejemplo diferencias ecológicas del hábitat, aislamiento geográfico, edad, caracteres individuales o sexuales (Remsen 2005). Por esas razones es necesario hacer más estudios, con el fin de obtener un mejor entendimiento del papel que juegan la divergencia de vocalizaciones entre poblaciones y su función dentro del contexto social de la especie.

El género *Catharus* (Turdidae) es endémico de América y consiste de 12 especies, siete de las cuales son residentes de México, Centro y Sur América, las otras cinco son migratorias y se reproducen en las zonas templadas de Norte América (Clement 2000; Outlaw *et al.* 2003). Como muchos miembros de la familia Turdidae (Clement 2000), los miembros de este género son conocidos por la complejidad de su canto, el cual producen principalmente durante la época reproductiva y las especies residentes que habitan en Costa Rica no son la excepción. Sin embargo, a pesar de su amplia distribución y la abundancia de algunas especies, casi no existe información sobre las especies tropicales, e

inclusive es escasa la información de las especies norteamericanas (Rivers y Kroodsma 2000), principalmente en temas relacionados al canto.

De las cinco especies de *Catharus* (*C. gracilirostris*, *C. aurantirostris*, *C. fuscater*, *C. frantzii*, *C. mexicanus*) que residen a lo largo del año en Costa Rica, todas habitan zonas boscosas entre los 300 y 3500 m (Stiles y Skutch 1989). Cada especie ocupa diferentes elevaciones, donde cada hábitat posee sus propias características florísticas y ambientales. Además existe poca simpatria entre las cinco especies. Esto permite el estudio de la influencia de la estructura del hábitat en el desarrollo y evolución del canto en un grupo de especies cercanamente relacionadas (Outlaw *et al.* 2003).

La especie *Catharus gracilirostris* es la que posee la distribución más reducida, siendo endémica de Costa Rica y del oeste de Panamá. Está restringida a las zonas boscosas y de páramo de las altas montañas de la Cordillera Volcánica Central y Talamanca-Chiriquí (A.O.U. 1998; Clement 2000). Mientras que las otras especies poseen distribuciones más amplias, *C. aurantirostris* va desde México al norte de Colombia y Venezuela, *C. fuscater* de Costa Rica al norte de Bolivia, y *C. frantzii* y *C. mexicanus* de México al oeste de Panamá.

En esta investigación se estudió la influencia que tiene la estructura del bosque (por ej. densidad del hábitat) sobre el canto de cinco especies del género *Catharus*, además, la influencia de las barreras geográficas y la distancia entre poblaciones sobre el canto y los caracteres morfológicos de *Catharus gracilirostris*. Ciertas características ambientales como la densidad de los

árboles y la temperatura, generan un efecto sobre las propiedades del canto (por ejemplo los cantos de especies de zonas abiertas son cortos y con frecuencias altas). Además la presencia de barreras geográficas o ambientales se han propuesto como factores que afectan los cantos de poblaciones separadas. La mayoría de los estudios que investigan estos tipos de efectos han sido realizados con una sola especie (Fotheringham *et al.* 1997), o con especies no relacionadas filogenéticamente (Morton 1975; Wiley 1991). Por lo que el estudio del canto de especies del mismo género es de gran valor (Päckert *et al.* 2003), ya que permite comparar como especies cercanamente relacionadas han respondido ante tales limitantes ecológicas.

1.2 Antecedentes

Diversos factores ecológicos, ambientales y ontogenéticos son responsables de la variación fenotípica de caracteres en los organismos (Mayr 1963; West-Eberhard 2005). Dichos caracteres son moldeados de manera diferencial por las presiones selectivas que imponen cada uno de estos factores.

Todas las señales utilizadas durante los eventos de comunicación vocal tienen un componente genético y ambiental (aprendizaje), pero en al menos un tercio de todas las especies de aves, el componente ambiental juega un papel importante en el desarrollo de estas señales. Esto porque parte del canto es producto del aprendizaje, los individuos jóvenes aprenden de los adultos mediante la copia de sonidos que escuchan e imitan (Kroodsma 1982), así el canto puede ser aprendido culturalmente (MacDougall-Shackleton y

MacDougall-Shackleton 2001). El aprendizaje del canto en aves se ha demostrado únicamente en tres órdenes: Apodiformes, familia Trochilidae (Baptista y Schuchmann 1990; Snow 1968), Psittaciformes (Farabaugh y Dooling 1996; Nottebohm 1970) y en Passeriformes principalmente en los oscines (Kroodsma 1982), pero también hay un caso reportado para suboscines (Kroodsma 2004). La variación del canto tanto a nivel micro como macrogeográfico se ha explicado en parte por la capacidad de aprendizaje de las aves (Mundinger 1982). La primera se refiere a la variación que ocurre entre poblaciones vecinas, los cuales potencialmente pueden reproducirse entre sí (*Amazona auropalliata*, Wright y Wilkinson 2001), mientras la segunda incluye aquellas poblaciones apartadas por una mayor distancia y con menor probabilidad de reproducción entre ellas (Catchpole y Slater 1995), como *Parus caeruleus* (Doutrelant y Lambrechts 2001).

Las barreras geográficas y ecológicas han explicado parte de la variación presente en caracteres morfológicos y en el canto (Catchpole y Slater 1995). Estas barreras son responsables de la generación de diferencias entre poblaciones aisladas. Estas diferencias pueden ocurrir por fijación de caracteres en una localidad (deriva génica), selección natural o selección sexual (Andersson 1994; Grant 1986). La divergencia en el canto a su vez puede resultar en el aislamiento reproductivo en casos de contacto secundario (Edwards *et al.* 2005), promoviendo la especiación (Irwin y Irwin 2002).

El grado de aislamiento y los efectos que conlleva, están relacionado al grado de divergencia en las características entre poblaciones, generalmente

entre mayor sea el grado de aislamiento, mayores diferencias habrán entre las poblaciones en sus características fenotípicas y genotípicas (Futuyma 1986). Estudios de cantos de poblaciones que habitan en islas oceánicas, demuestran un patrón de similaridad con poblaciones continentales, pero existen variantes que permiten diferenciarlos, tales como repertorios más reducidos o desarrollo de nuevos tipos de cantos (Baker *et al.* 2001; Baker *et al.* 2003; Baptista y Martínez-Gómez 2002). Las zonas altas de las montañas, limitan con áreas de menor altura cuya vegetación y clima son muy diferentes, por lo tanto se considera que poseen patrones de aislamiento similares a los de islas oceánicas (Vuilleumier 1970), generando barreras que a lo largo del tiempo han promovido la especiación (Haffer 1970; Newton 2003). Las zonas altas del sur de Centro América no son la excepción y es aquí donde se encuentra la mayor proporción de aves endémicas del área (Barrantes 2000). Variantes morfológicas y genotípicas se han encontrado para poblaciones aisladas de algunas de estas especies endémicas como *Panterpe insignis* (Stiles 1985) y *Phainoptila melanoxantha* (Barrantes y Sánchez 2000), pero no se ha realizado ningún estudio enfocado en el efecto de la variación geográfica sobre las características del canto de ninguna de las especies.

La complejidad del canto entre una especie puede variar enormemente (Catchpole y Slater 1995), y aquellos cantos comunes a una localidad geográfica se denominan dialectos (Marler y Tamura 1962). Los dialectos se definen como cantos particulares compartidos por una población de individuos limitada geográficamente (Rothstein y Fleischer 1987).

Aparte de la variación producida por barreras geográficas, el hábitat tiene una influencia importante sobre la evolución de la comunicación acústica (Padgham 2004). Relaciones entre las propiedades del hábitat y la estructura del canto han sido estudiadas en poblaciones naturales (Badyaev y Leaf 1997; Chappuis 1971; Morton 1975; Patten *et al.* 2004; Richards y Wiley 1980; Wasserman 1979; Wiley 1991). Además, se ha comprobado por medio de experimentos de emisión y grabación de sonidos artificiales, que ciertos sonidos poseen características que les permiten una mejor transmisión en ciertos tipos de hábitats (Brown y Handford 2000; Ellinger y Hödl 2003). Los ambientes naturales no poseen las características más apropiadas para la comunicación por medio de sonidos. Factores bióticos (vegetación, sonidos de otros animales) y abióticos (fluctuaciones de temperatura, humedad, lluvia o viento) interfieren en la transmisión de ondas de sonido, produciendo atenuación y degradación de las señales (Slabbekoorn 2004).

La estructura del canto ha evolucionado para optimizar la comunicación, respondiendo ante las limitantes presentes en el ambiente, por ejemplo la vegetación densa. Sonidos que chocan contra las superficies de árboles, ramas y hojas son absorbidos y reflejados en diferentes direcciones, conllevando a la pérdida de energía del sonido (Marten y Marler 1977; Nemeth *et al.* 2001). Un efecto de la dispersión del sonido es la producción de ecos o reverberaciones, los cuales producen diferentes efectos en la señal, modificando sus características acústicas: intervalos sin sonido entre cantos pueden llenarse con

sonido, el largo de las notas se torna borroso, producción de colas que pueden enmascarar notas subsecuentes (Slabbekoorn 2004).

Todos los hábitats generan interferencia en la transmisión de las señales acústicas, lo que afecta la calidad de la información recibida por los individuos receptores. La interferencia varía dependiendo de la distancia, el número y la forma de los obstáculos presentes entre el emisor y el receptor. A pesar del grado de degradación, las aves pueden reconocer el canto de su propia especie y en ocasiones inclusive beneficia al ave que está cantando, por ejemplo hay especies cuyos cantos aparentan ser más largos y fuertes, gracias a la producción de reverberaciones (Slabbekoorn *et al.* 2002). Existe información para varias especies que sugiere que las aves están adaptadas para reconocer cantos degradados (Brenowitz 1982; Morton y Derrickson 1996), y la capacidad de detección genera efectos relacionados con territorialidad y selección de pareja (King *et al.* 1981; Morton *et al.* 1986; Wiley y Richards 1982).

En aquellas especies que históricamente han ocupado hábitats similares, las características acústicas han de haber evolucionado de manera convergente por selección ante las condiciones acústicas locales. Por esta razón el diseño de estas señales muestra similitudes dependientes del hábitat entre los diversos taxones (Slabbekoorn 2004). Tanto en especies tropicales como templadas, los cantos de especies que habitan sitios más cerrados (con vegetación mas densa) tienden a producir frecuencias más bajas, con sonidos más largos y con pocos cambios de modulación de frecuencia, mientras que las especies de hábitats abiertos tienen cantos con elementos repetitivos, cortos, similares entre si y con

frecuencias más altas (Badyaev y Leaf 1997; Chappuis 1971; Morton 1975; Wiley 1991).

En hábitats densos como son los bosques tropicales, estas diferencias son generadas por la densidad de la vegetación y exposición al viento. Aquí existe mayor atenuación dependiente de la frecuencia, lo que ha conllevado a la evolución de sonidos de baja frecuencia, los que además pueden desplazarse más fácilmente evitando obstáculos debido a su mayor longitud de onda (Slabbekoorn 2004). Mientras, en áreas abiertas, los cantos largos pueden sufrir mayor atenuación por efecto del viento, mientras cantos cortos y repetitivos sufren en menor grado este efecto (Brown y Handford 1996, 2000).

En especies que han divergido recientemente, así como en individuos de una misma especie que viven en hábitats disímiles se han encontrado patrones de canto que muestran dependencia del hábitat, por ejemplo, varias especies de *Parulidae* (Van Buskirk 1997) y en *Zonotrichia capensis* (Handford y Loughheed 1991). Además, por estar las características acústicas estrictamente relacionadas a una neurología, morfología y fisiología específica, en aquellas especies más cercanamente relacionadas, sus patrones vocales son más similares entre sí que entre especies menos relacionadas (ten Cate 2004). Esto permite discernir patrones que están dados por características ambientales de aquellos compartidos por relaciones filogenéticas.

2.1 Marco teórico

En las aves canoras (Oscines), el canto es principalmente aprendido (Kroodsma y Miller 1996). Observaciones de campo de individuos del género *Catharus* y en la información disponible en la literatura acerca de las especies pertenecientes a la familia Turdidae (Hughes *et al.* 2002; Mundinger 1982) sugieren que los jóvenes aprenden su canto por imitación de cantos de individuos adultos (Grießmann y Naguib 2002). Este aprendizaje cultural genera una alta plasticidad en el canto, y permite que se fijen rápidamente rasgos novedosos en una población, principalmente si estos brindan cierta ventaja a quien los produce, por ejemplo sonidos que permitan mayor acceso a hembras.

Dado que la producción del canto es costoso para las aves (Oberweger y Goller 2001), se ha sugerido que las propiedades del canto han evolucionado para maximizar la transmisión de la información (Wiley y Richards 1982). Las limitantes que impone el ambiente sobre la transmisión de las señales acústicas, explica por que en especies ya sea relacionadas o no, pero que viven en hábitats con condiciones acústicas similares, existe convergencia en sus propiedades acústicas (Van Buskirk 1997; Wiley 1991).

También, las presiones selectivas generadas por eventos históricos que generan disrupción de poblaciones ancestrales (aislamiento geográfico), explican la divergencia en rasgos como el canto (Baker *et al.* 2003), pero también de caracteres morfológicos (Yeh 2004). Esta divergencia, a su vez puede surgir por efecto de deriva, o por selección natural, sexual, o ambas.

Diversos factores ecológicos y de comportamiento se han correlacionado con las diferencias en la complejidad del canto de las aves (Read y Weary 1992). Por lo tanto, en esta investigación se estudió el efecto de algunos factores ecológicos (complejidad estructural del hábitat, distancia geográfica) sobre el canto y la morfología en las especies residentes del género *Catharus*.

2.2 Objetivos

Objetivo 1. Estudiar como la estructura del hábitat se relaciona con la estructura del canto en cinco especies del género *Catharus* (Turdidae): *C. mexicanus*, *C. frantzii*, *C. aurantirostris*, *C. gracillirostris* y *C. fuscater*.

Hipótesis

1. La estructura de los cantos de un ave está correlacionada con las características acústicas del hábitat en que habita la especie, *sensu* Hipótesis de Adaptación Acústica (Morton 1975; Wiley y Richards 1978).

Predicciones:

- En hábitats más densos los cantos van a estar conformados por frecuencias más bajas.
- Las especies de *Catharus* que viven en hábitats con características acústicas similares, poseen cantos con estructuras sonoras similares.

Objetivo 2. Determinar la influencia de la distancia y barreras geográficas, sobre los patrones de estructura del canto y la morfología corporal en cuatro poblaciones de *Catharus gracilirostris*.

Hipótesis

1. Un aumento en el grado de aislamiento y la distancia (limitación en flujo génico) incrementa las diferencias en la morfología y el canto entre las poblaciones.

Predicciones:

- Si el flujo génico disminuye conforme aumenta la distancia geográfica, se espera que las diferencias en la estructura del canto y la morfología, aumenten conforme aumenta la distancia, así como la efectividad de las barreras presentes entre poblaciones.

3.1 Métodos

Especies Estudiadas

Catharus aurantiirostris

Es una especie común que habita en bosque secundario denso, borde de bosque, en jardines, y cafetales con árboles. Habita un ámbito altitudinal entre los 400 y 2000 m de altura. Se distribuye principalmente en la vertiente Pacífica, entrando al Caribe por la cuenca del Río Reventazón, aunque en sitios húmedos de elevaciones medias solo se encuentra en charrales. Sitios de muestreo: Santa Elena, Monteverde, Puntarenas (Cordillera de Tilarán); Las Nubes, Coronado, San José (Cordillera Volcánica Central); Quercua, Ochomogo, Cartago; Estación Biológica Las Cruces, San Vito, Puntarenas (Cordillera de Talamanca, Anexo 1).

Catharus mexicanus

Habita en el sotobosque de bosque primario, o bosques poco intervenidos. Los machos cantan desde perchas entre 1-3 m, en bosques húmedos entre los 300 y 1300 m de altura, principalmente en la vertiente Caribe y la vertiente Pacífica de la cordillera de Guanacaste. Sitios de muestreo: Arenal Observatory Lodge, Alajuela (Cordillera de Tilarán); Parque Nacional Braulio Carrillo, San José (Cordillera Volcánica Central); Reserva Biológica El Copal, Cartago; Rancho Naturalista, Turrialba, Cartago (Cordillera de Talamanca).

Catharus fuscafer

Generalmente se le encuentra en el suelo o cerca de este, en bosques montanos húmedos a muy húmedos. Se encuentra en bosque primario, bosque intervenido y menos común en bosque secundario. Es más común en la vertiente Atlántica, pero también está presente en la cordillera de Tilarán y Dota, entre los 800 y 2500 m. Puede ser simpátrico con *C. frantzii*, *C. aurantirostris* y en menor grado con *C. mexicanus* (observaciones personales), aunque difieren en las condiciones ambientales preferidas. Sitios de muestreo: Monteverde, Puntarenas (Cordillera de Tilarán); Cascajal, Coronado, San José (Cordillera Volcánica Central); Parque Nacional Tapantí, Cartago; Muñeco, Paraíso, Cartago (Cordillera de Talamanca).

Catharus frantzii

Prefiere el piso del bosque montano y montano alto, incluyendo charrales, bambú y bordes de quebradas. Suele salir a senderos y pastizales con vegetación cercana. Es una especie bastante común desde los 1350 (Guanacaste y Tilarán) hasta los 2900 m (Irazú). Realiza movimientos altitudinales. Sitios de muestreo: Volcán Barva, Heredia; Volcán Poás, Alajuela; Cascajal, Coronado, San José (Cordillera Volcánica Central); La Chonta, El Guarco, Cartago; Muñeco, Paraíso, Cartago (Cordillera de Talamanca).

Catharus gracilirostris

Abundante en el piso del bosque montano alto y páramo, también en bosque secundario, borde y parches de bosque, suele forrajear en senderos,

caminos y pastizales con bosque adjunto (Anexo 2). Endémico a las cordilleras Central y de Talamanca-Chiriquí, donde se encuentra desde los 2400 hasta los 3500 m de elevación, pero más común a más de 2500 m.

Para esta especie se grabaron y atraparon individuos en poblaciones aisladas geográficamente. Tres sitios se encontraban en los picos de volcanes de la Cordillera Volcánica Central (Poás, Barva e Irazú) y cuatro sitios en la Cordillera de Talamanca (Ojo de Agua, La Georgina, Estación Biológica Cerro de la Muerte y Estación Biológica Cuerici). La C. V. C. tiene 86 km de largo, y sus macizos volcánicos están aislados entre sí por pasos de montaña de baja elevación caracterizados por tipos de bosque diferente a los de las zonas más altas. Entre el volcán Poás y el Barva, se encuentra el Paso del Desengaño (1550m), mientras que el Paso de la Palma (1400m) separa el masiso del Barva e Irazú. La cordillera Central está separada de Talamanca por la sierra de Ochomogo (1550m).

En Talamanca esta especie posee una distribución casi continua, y los sitios donde se muestreó aunque están a varios kilómetros de distancia entre sí, no existen barreras geográficas que permitan considerarlos sitios aislados. Se consideraron como barreras geográficas los pasos bajos de montaña, entre cada sitio. Para examinar la influencia que juegan las barreras en las características de canto y morfología, se midió la diferencia en elevación desde el límite inferior de la distribución de los individuos de una población, hasta el paso de montaña contiguo. La mínima elevación en que se encuentra *C. gracilirostris* es 2000 m en la Cordillera Volcánica Central y 2400 en Talamanca. Estas barreras son:

Poás - Barva 450 m, Barva - Irazú 600 m, Irazú – Talamanca 850 m. Por lo que se espera que entre aquellas poblaciones con barreras menores, exista mayor semejanza entre las características de canto y morfológicas. Además se midió la menor distancia entre cada población, Barva y Poás son las mas cercanas con 4.5 km entre si, seguidas por Barva – Irazú (22.5 km) e Irazú y Talamanca (25 km). A su vez las mas lejanas son Poás y Talamanca separadas por 60 km de distancia.

Métodos y equipo

Se hicieron grabaciones lo más cerca posible de diez individuos por especie (aproximadamente 8 m o menos). Para evitar grabar un mismo individuo en varias ocasiones, se grabaron en áreas diferentes durante cada visita a un sitio, además dado que todas las especies son territoriales (observaciones personales), es poco probable que los individuos se estuvieran movilizandofuera de ellos. Las grabaciones se hicieron durante la época reproductiva de 2004 - 2005, tiempo durante el cual cantan más los machos, y únicamente se usaron cantos de este sexo, porque las hembras no producen canto. Además, las grabaciones se realizaron durante las primeras horas de la mañana, tiempo cuando los individuos cantan más, y para estadarizar ante posibles variables ambientales (por ejemplo variaciones en temperatura). Se utilizó una grabadora de cassettes Marantz PMD-222 con cassettes Maxell Tipo II en todas las grabaciones, además de un micrófono Telinga Pro II, o un micrófono Sennheizer ME-62 montado en una parábola Telinga. La parábola tiene un diámetro de 59

cm. La digitalización de los cantos se hizo con el programa Audacity 1.2 a 16 bits y a una proporción de muestreo de 44100 Hz, en una computadora Mac G4 utilizando una tarjeta de sonido Audiophile 2495. Todos los análisis de cantos se hicieron con el programa Raven 1.2 (Charif *et al.* 2004), con los siguientes parámetros predeterminados Window type: Hamming, Window size: 384 samples, frame length: 512 points, y overlap 90.1%.

Para las cinco especies de *Catharus* se midió la variación en los cantos de diez individuos por especie (Fig. 1) mientras para *C. gracilirostris* se incluyeron 10 individuos por población. Para esta última especie, además del canto, se incluyó la variación en un elemento (Fig. 2). Este elemento se denominó como A, el cual está presente en cantos de individuos de las cuatro poblaciones, y además porque se puede definir discretamente en los sonogramas, a diferencia del resto de los elementos que conforman el canto, los cuales o no están presentes en todos los individuos o no son posibles de definir con certeza. Las mediciones tomadas de estos cantos y del elemento A fueron: frecuencia alta (FA), la frecuencia más alta del canto mostrada en el sonograma; frecuencia baja (FB), la frecuencia más baja del canto mostrada en el sonograma, ámbito de frecuencia (ΔF), la diferencia entre FA y FB; frecuencia máxima (FM), la frecuencia que contiene la energía máxima del canto; Poder máximo. (PM), la máxima energía en la selección; y duración del canto (ΔT). Para el análisis entre la estructura del canto y el hábitat, además de estas mediciones obtuve: número de cantos por minuto (#c/m), tiempo entre dos

cantos consecutivos (TC), y máximo tiempo en silencio dentro de un canto (TS) y duración del máximo elemento puro (TEP).

Mediciones del Hábitat

Aunque algunas de las especies de *Catharus* son simpátricas, las mediciones de hábitat se realizaron en sitios donde solo se encontró una sola especie. Cuatro transectos de 50 m de largo fueron trazados en este sitio. Cada 10 m se tomaron mediciones de densidad del sotobosque, densidad de árboles mayores a 10 cm de DAP (diámetro a la altura del pecho) y promedio de DAP de árboles mayores a 10 cm de DAP. La densidad de sotobosque se realizó con una regla de 2 m de largo x 5 cm de ancho, la cual está dividida en franjas negras y blancas, intercaladas y de 5 cm de ancho cada una. En cada punto, la regla se colocó verticalmente a 3 m de distancia y perpendicular al transecto, desde el cual se midió la cantidad de vegetación que cubría las franjas, para obtener un porcentaje de cobertura.

La densidad de árboles y el promedio de DAP se realizó según el método de cuadrante (Cottam y Curtis 1956). Estas mediciones también se hicieron cada 10 m en el transecto, para obtener la densidad promedio de árboles y el promedio de DAP para cada transecto en cada tipo de bosque.

Morfología de *Catharus gracilirostris*

Se tomaron medidas morfológicas de *Catharus gracilirostris* de 10 individuos en cada población. Los ocho caracteres medidos fueron: largo de ala, largo de cola, largo del cúlmen, largo de tarso, ancho de la base del halux, alto y

ancho del pico en la base de las narinas y peso. Las aves se atraparon con redes de niebla (12 metros de largo x 3 metros de alto).

Análisis estadístico

Se realizaron dos análisis discriminantes, el primero para identificar cuáles de las variables del canto, permiten distinguir entre los cantos de las cinco especies estudiadas. El segundo fue utilizado para determinar si las características del hábitat permiten diferenciar los bosques habitados por cada especie. Para evaluar la influencia que tienen las características ambientales sobre la estructura del canto, se usó un análisis de correlaciones canónicas. Este análisis indica si un juego de datos se relaciona con otro, en este caso las variables del canto están asociadas con las variables de los hábitats utilizados por las diferentes especies de *Catharus*.

Con el fin de estudiar el grado de variación geográfica entre las poblaciones, se utilizaron tres cantos obtenidos aleatoriamente de una sesión de canto por individuo. Para estudiar tal variación en el canto y en las medidas morfológicas de los individuos y poblaciones de *Catharus gracilirostris*, se realizó un análisis de varianza múltiple (MANOVA). La diferencia entre los promedios de las variables analizadas permitieron evaluar si entre las poblaciones separadas por barreras o distancias mayores, los cantos eran más diferentes (pruebas a posteriori de Duncan).

4.1 Resultados

Los cantos de las cinco especies de *Catharus*, presentan mucha variación individual en su estructura, modulación de frecuencias y características temporales (Cuadro 1). Entre las especies, además se encuentran diferencias a otros niveles, por ejemplo dos especies (*C. aurantirostris* y *C. mexicanus*) producen solo un tipo de canto, el cual emiten repetidamente, *C. fuscater* produce uno o dos cantos dependiendo del individuo, mientras *C. gracilirostris* y *C. frantzii* producen entre 3 a 12 cantos diferentes y consecutivos (Fig. 2). Los cantos de *C. fuscater* y *C. mexicanus* son los más simples, ellos poseen un menor número de elementos, y estos elementos presentan poca o ninguna modulación de frecuencia, o sea son tonos puros. Mientras que en las otras especies, que poseen un mayor número de elementos por canto, solamente algunos de los elementos son puros, y la mayor parte del canto presenta elementos con modulaciones y algunos con ámbitos amplios de frecuencia.

A pesar de la plasticidad del canto, existe uniformidad a nivel de especie. Un análisis de discriminantes determinó que siete de las nueve variables de canto clasifican el 98% de los individuos (Wilks' Lambda= 0.0065, $F_{28,142}=15.37$, $p < 0.0001$), como pertenecientes a sus correspondientes especies (Cuadro 2), únicamente un individuo no fue correctamente clasificado por el análisis. Las características que mejor expresan esta relación son FA, FB, ΔT , TS y TC (todas $p < 0.01$). Las variables que no están dentro del modelo son poder máximo y el número de cantos por minuto (Cuadro 2).

Relación entre el hábitat y el canto

Para examinar la relación que hay entre el hábitat y el canto, se seleccionaron aquellas variables de canto que son mas afectadas por la estructura del hábitat. Por ejemplo FA o ΔT , mientras que aquellas que probablemente no son afectadas por las estructura del hábitat fueron excluidas de los análisis, como las variables relacionadas con la intensidad del canto.

Todas las especies de *Catharus* habitan en el sotobosque denso de diferentes tipos de bosque, aunque algunas especies pueden salir a zonas abiertas por cortos periodos de tiempo, principalmente para forrajear. Aunque todas las especies viven en bosques, la estructura de cada tipo de hábitat varió significativamente (Wilks' Lambda = 0.11, $F_{20, 302} = 14.02$ $p < 0.0001$) en las variables ambientales medidas.

Estas características ambientales a su vez están relacionadas con la estructura de los cantos (análisis de correlaciones canónicas: $r_c = 0.92$, g. l. = 18, $p < 0.0001$). Las especies que habitan sitios con mayor porcentaje de vegetación producen cantos con menores frecuencias bajas ($R^2 = -0.62$). En los sitios con mayor densidad de árboles, los cantos fueron más cortos ($R^2 = 0.63$) y también aumenta el número de cantos por minuto. Contrario a lo esperado, el tamaño de los árboles (DAP) está más relacionado con las frecuencias altas, las cuales tienden a ser mayores conforme aumenta el DAP ($R^2 = 0.73$).

Análisis visuales de los sonogramas apoyan la hipótesis de adaptación acústica, los cantos de las especies que habitan sitios con una mayor densidad de árboles poseen mayor número de tonos puros como *C. gracilirostris* y *C.*

mexicanus, aunque esto no sucede para *C. fuscater*, cuyos cantos principalmente están constituidos por este tipo de elementos.

Variación geográfica en cantos y morfología de *Catharus gracilirostris*

Los cantos de *Catharus gracilirostris* son los más variables de todas las especies del género, aquí estudiadas. Los cantos y los elementos que los componen pueden ser muy variables, aún en un mismo individuo. A pesar de estas diferencias, ciertos cantos y elementos son compartidos por los individuos de una misma población. Aunque estos pueden variar, por ejemplo, un mismo canto o elemento puede producirse con diferentes frecuencias, la posición de un elemento puede cambiar entre cantos de un mismo individuo. Además un tipo de canto es antepuesto o precedido por diferentes cantos en el repertorio de un individuo.

Generalmente los machos empiezan una sesión de canto con uno a cuatro silbidos (Fig. 4) o una serie de "chuurps" (Fig. 5) para luego continuar con una serie de cantos, (promedio de cantos por sesión = 11.08, ámbito 3-27, n = 40). El silbido es el sonido más común producido por la especie, es producido por ambos sexos y es utilizado en varios contextos, como interacciones entre miembros de una pareja, o entre individuos vecinos. Esta vocalización decae en frecuencia, empieza aproximadamente a 5.5 kHz, y termina a 4.5 kHz, es producida por individuos de todas las poblaciones, pero los individuos del Volcán Barva producen un silbido que aumenta en frecuencia. Sin embargo el número de grabaciones obtenidas fue muy bajo, por lo que no fue posible realizar un

análisis comparativo entre los sitios. El "chuurp" está compuesto por varios elementos repetidos, entre 5 y 20 repeticiones. Cada elemento posee un ámbito amplio de frecuencias, entre los 2.5 y 10 kHz, con una duración aproximada de 0.04 segundos, y separados entre sí cada 0.02 segundos ($n=2$) (Fig. 5).

La variación geográfica se estudió utilizando un MANOVA, encontrándose diferencias significativas entre poblaciones Wilks' Lambda = 0.43, d.f. = 18, 212, $p < 0.0001$), para tres variables del canto (FA, ΔF , y PM, Tabla 3). La frecuencia alta es mayor en Irazú, que en Talamanca, Barva y Poás, y difiere significativamente de Talamanca ($p = 0.004$) y Barva ($p = 0.04$), las demás poblaciones no difieren significativamente entre sí. Debido a que los datos no muestran diferencias entre las poblaciones para la variable FB (Tabla 3), la variación encontrada entre poblaciones para ΔF corresponde a las diferencias dadas por FA. La intensidad vista como PM, es menor en Talamanca, y difiere de la de aquellos individuos de las otras poblaciones ($p < 0.001$), a su vez estas tres poblaciones poseen valores de PM casi idénticos. Los cantos de las aves de Talamanca e Irazú son más cortos que los de Barva y Poás, pero las diferencias no son significativas entre poblaciones. Los valores de FM son menores en Barva, y difieren de Irazú ($p=0.049$), y marginalmente de Poás ($p = 0.054$), pero no de Talamanca, el cual posee valores intermedios.

Elemento A

Este elemento es producido al principio del canto, o justo después de un pequeño elemento emitido al inicio de ciertos cantos (Fig. 3). Se caracteriza por

ser un elemento puro con poca modulación en la frecuencia. A pesar de ser un elemento que aparenta poca variación en los sonogramas, se encontraron diferencias marcadas entre individuos (Wilks' Lambda = 0.02, d.f. = 216, 453, $p < 0.00001$) y poblaciones (Wilks' Lambda = 0.21, d.f. = 18, 212, $p < 0.00001$). Todas las variables fueron significativamente diferentes entre las poblaciones ($p < 0.00001$). Sin embargo, entre individuos, solo ΔF , ΔT y MP fueron significativamente diferentes ($p < 0.005$). Los análisis a posteriori son congruentes con los del canto total, y por lo tanto no son mostrados acá.

Variación morfológica

En general la morfología es similar entre los individuos de las poblaciones estudiadas (Wilk's Lambda = 0.45, g.l. = 24,43, $p = 0.091$). Analizando las medidas individualmente, únicamente el hálux mostró diferencias y los individuos de Talamanca y Poás tenían valores mayores a los de Irazú y Barva ($F = 3.58$, g.l. = 3, 46, $p = 0.02$). Para las otras mediciones no se encontraron diferencias entre poblaciones, aunque los individuos de Barva y Poás eran ligeramente mas pesados que los de Irazú y Talamanca, sin embargo, estas diferencias no fueron significativas ($F = 2.58$, g.l. = 3, 46, $p = 0.06$).

Efecto de las barreras y distancia geográfica en el canto

Debido a que no se encontraron diferencias morfológicas entre las poblaciones, solo se incluyó el canto en este análisis. El tamaño de las barreras tiene un efecto sobre las diferencias entre las poblaciones. Las poblaciones con

menores barreras entre sí (Barva – Poás) no difieren en ninguna de las variables de canto, mientras que las poblaciones con mayores barreras si tienen diferencias. Irazú y Talamanca están separados por la barrera de mayor tamaño y difieren en tres de las variables (FA, ΔF , PM), así mismo entre Barva e Irazú cuya barrera tiene 600 m, dos variables son significativamente diferentes (FA, ΔF).

Una mayor distancia entre las poblaciones no ha generado mayores diferencias en sus cantos. Entre las poblaciones más lejanas (Talamanca – Poás), únicamente el poder máximo difiere en sus cantos, mientras que poblaciones más cercanas como Irazú y Talamanca difieren en dos caracteres (FA, ΔF). Las poblaciones más cercanas (Barva – Poás) tampoco difieren en las características de sus cantos.

5.1 Discusión

Los principales resultados de esta investigación indican que existe relación entre las características estructurales del hábitat con los cantos de las cinco especies de *Catharus* y variación geográfica en el canto de *C. gracilirostris*. La distancia y las barreras geográficas no han generado variación morfológica en las cuatro poblaciones de *C. gracilirostris*. La relación concuerda con las predicciones de la Hipótesis de Adaptación Acústica, la cual predice asociaciones particulares entre las señales acústicas y el ambiente en que son transmitidas (Morton 1975).

Los datos muestran que el tamaño de las barreras geográficas, juega un papel importante en la variación del canto, lo cual ha sido demostrado para un gran número de especies de aves canoras (Catchpole y Slater 1995). Sin embargo, las diferencias geográficas del canto no están asociadas con la variación morfológica de *C. gracilirostris*, lo que sugiere que estas variables no han divergido paralelamente, o las tasas de divergencia ha sido diferentes entre ellas.

Relación entre el hábitat y canto

Diversos estudios han determinado relaciones entre la estructura del hábitat con las propiedades acústicas de aves canoras (Chappuis 1971; Morton 1975; Van Buskirk 1997; Wiley 1991; Wiley y Richards 1978). Los resultados aquí presentados son consistentes con estos estudios ($r_c = 0.92$, $p = < 0.0001$), y además apoyan la hipótesis de adaptación acústica, cuyas predicciones han

sido ampliamente comprobadas (Brown y Handford 1996; Catchpole y Slater 1995; Patten *et al.* 2004; Seddon 2005; Wiley y Richards 1978).

En bosques, la transmisión del sonido se ve afectada por la densidad de la vegetación en el sotobosque, causando la atenuación y reverberación de las senales acústicas (Richards y Wiley 1980). Las especies de *Catharus* estudiadas difieren en las características de sus cantos (Cuadro 1, 2). Sin embargo, a pesar de estas diferencias, existe consistencia en la respuesta ante las limitaciones que impone el hábitat para la transmisión del sonido. Para especies que cantan desde perchas a baja altura (como los *Catharus*), la información es transmitida más eficientemente si los cantos contienen frecuencias bajas, ya que estos tienden a degradarse en menor grado con la distancia, especialmente si el sotobosque está caracterizado por vegetación densa. Para *C. aurantirostris* y *C. frantzii*, los cuales habitan sitios más densos, sus cantos poseen menores frecuencias bajas, favoreciendo su transmisión principalmente entre las poblaciones más cercanas.

Las altas frecuencias están relacionadas positivamente con un aumento en el DAP de los árboles ($R^2 = 0.73$) y con una disminución en la densidad de árboles en el hábitat. Es probable que bosques más abiertos con árboles de mayor DAP no sean obstáculos tan importantes para las frecuencias altas, permitiendo que la longitudes de onda que conforman estas frecuencias, se transmitan fácilmente alrededor de estos obstáculos, disminuyendo la degradación de la señal.

El largo de los cantos también está relacionado con la densidad del hábitat ($R^2 = 0.63$). Los *Catharus* que ocupan hábitats más densos, producen cantos más cortos y un mayor número de cantos por minuto. La relación entre el largo de la señal y la densidad del hábitat es un patrón encontrado en otros estudios, sin embargo las causas de esta relación son aun desconocidas. Aunque es factible que cantos más cortos acumulen menor reverberación, que cantos largos. Estos últimos sufrirían de mayor degradación, disminuyendo la calidad de la información que está siendo percibida por el receptor, lo que podría ser poco beneficioso en casos como atracción de pareja. La cantidad de cantos por unidad de tiempo debe estudiarse con cautela, ya que es posible que factores sociales - como estado reproductivo, densidad de población- jueguen un papel más importante que ciertas variables ambientales en la producción de cantos. Por ejemplo, durante la época reproductiva en un miembro de la familia Turdidae (*Turdus grayi*), los machos cantan mucho más que fuera de ella (Stutchbury *et al.* 1998), y durante este estudio se observó un patrón similar en las especies de *Catharus* estudiadas. Además la densidad de población puede estar afectando la estructura del canto, por ejemplo *C. aurantirostris* y *C. gracilirostris* son las especies que habitan en sitios con vegetación mas densa, y cuyos individuos están más cercanos entre sí. Generalmente, cada vez que un macho de cualquiera de estas especies empieza un canto, se genera una respuesta vocal de los individuos vecinos, lo que frecuentemente se escucha como un coro de varios individuos cercanos, cantando a la vez. La cercanía en la que viven estas especies, permite que los individuos no solo puedan escuchar

a sus vecinos, sino que además a otros machos que no son vecinos inmediatos. Por lo tanto, aquellos individuos que puedan producir un mayor número de cantos podrían estar defendiendo de mejor manera su territorio (Beecher *et al.* 2000), y además manteniendo vínculos más fuertes con su pareja (Nowicki y Searcy 2004).

La sintáxis de los elementos que conforman una señal acústica también se ha relacionado con la estructura del hábitat. Los tonos puros tienden a degradarse menos que cantos modulados, independientemente del tipo de hábitat (Brown y Handford 1996). Es probable que las especies que se comunican principalmente con sonidos puros, como *C. fuscater* o *C. mexicanus* requieren que sus cantos viajen mayores distancias, para comunicarse con individuos conespecíficos. En contraposición a especies con cantos modulados como los de *C. aurantirostris* y *C. gracilirostris*. Estas viven en poblaciones con alta densidad de individuos, y generalmente individuos vecinos están muy cercanos entre sí. Por lo tanto, la distancia que tienen que viajar las señales entre el emisor y el receptor no es tanta, lo que en parte explicaría la producción de sus sonidos altamente modulados.

Variación geográfica en cantos y morfología de *Catharus gracilirostris*

La variación geográfica en los cantos de las aves es un fenómeno común, principalmente entre las especies de oscines (Catchpole y Slater 1995; Kroodsma 2004; Mundinger 1982). En el género *Catharus*, solo en una especie, *C. guttatus*, se ha asociado la influencia geográfica con las variantes del canto

(Rivers y Kroodsma 2000). Los resultados aquí presentados, demuestran que la variación en el canto de *Catharus gracilirostris*, está caracterizada por diferencias acústicas a diferentes niveles, a lo largo de su distribución. Además, la complejidad del canto es mayor a la reportada para otros miembros del mismo género como *C. guttatus* (Jones y Donovan 1996), o *C. ustulatus* (Evans y Yong 2000) pero consistente con otras especies de la misma familia, como *Luscinia megarhynchos* (Hughes *et al.* 2002).

Tanto el canto como el elemento estudiado, presentan variación en la sintáxis, disposición y en ciertas características acústicas (Cuadros 3 y 4). Se encontraron diferencias poblacionales para tres variables ΔF , FA y PM, lo que sugiere que las barreras entre poblaciones ha tenido una influencia en la divergencia de ciertas características del canto de *C. gracilirostris*. La distribución de las especies de aves de zonas altas de Costa Rica y el oeste de Panamá ha fluctuado debido a los efectos de los cambios climáticos ocurridos durante el Pleistoceno y principios del Holoceno (Haffer 1974). Estudios palinológicos demuestran que los bosques de zonas altas se han expandido y contraído en diversas ocasiones (Hooghiemstra *et al.* 1992), dependiendo de las condiciones climáticas. Esto a su vez posiblemente provocó que las poblaciones de aves que habitaban estos bosques, tuvieran poblaciones casi continuas durante épocas glaciales, y poblaciones aisladas durante climas más tropicales (Barrantes 2000). La última época glacial concluyó hace aproximadamente 10,000 años (Avice y Walker 1998), lo que separó poblaciones una vez continuas, por medio de los pasos de montañas, los cuales funcionan como

barreras al flujo génico entre las poblaciones. Las poblaciones con menores barreras entre sí son Poás y Barva (450 m), las cuales presentan mayor semejanza en la mayoría de sus características vocales (no es el caso para FM y PM), mientras que aquellas poblaciones con barreras mayores, Barva-Irazú (600 m) e Irazú-Talamanca (850 m), son más disímiles.

El efecto que ejerce la distancia entre las poblaciones no es tan claro como el efecto que tienen las barreras sobre la variación fenotípica de los individuos. Entre los volcanes Poás y Barva apenas existe una distancia de 4.5 km, aunado a que entre ellos existe la menor de las barreras, haría que eventos de dispersión fuesen más frecuentes entre estos sitios, lo que explica la semejanza en las características de las poblaciones. Sin embargo, aquellas poblaciones más lejanas entre sí no son las más disímiles, por ejemplo entre Poás y Talamanca, que se encuentran a más de 60 km de distancia, no existen mayores diferencias que las que se encuentran entre poblaciones más cercanas, como Barva e Irazú a 22.5 km de distancia.

A pesar de la variación geográfica existente en las características del canto de *C. gracilirostris*, la morfología de las especies no muestra una divergencia marcada entre poblaciones. Esta similaridad se puede atribuir al reciente tiempo de aislamiento entre las poblaciones, ausencia de aislamiento completo entre ellas y similaridad del hábitat. Además, la intensa actividad volcánica sufrida por la Cordillera Volcánica Central durante los últimos 10.000 años (Bergoening 1998), ha producido destrucción de los hábitats, lo cual ha de

haber promovido la dispersión de individuos a otros sitios, generando cierto intercambio genético entre las poblaciones.

El tamaño de las barreras y la distancia entre poblaciones está relacionado con las tasas de dispersión de *C. gracilirostris*. A pesar de la efectividad de los pasos de montaña actuando como barreras, así como la distancia entre poblaciones, la similaridad de los hábitats en que habitan las cuatro poblaciones puede haber conllevado convergencia en los caracteres, lo que explica en parte porque algunos caracteres morfológicos y de cantos son tan similares entre los individuos de las poblaciones estudiadas.

6.1 Conclusiones

Este estudio sugiere que la estructura de los cantos de las cinco especies residentes en Costa Rica del género *Catharus* (Turdidae), están correlacionados con la estructura de los bosques. Las características del hábitat en que habitan estas especies, explican la variación en las propiedades acústicas de sus cantos. Existen similitudes en las características de los hábitats, que han generado convergencia entre los cantos de las especies estudiadas. Estos resultados además brindan apoyo a la hipótesis de adaptación acústica, las características de los cantos de las especies de *Catharus* parecen haber evolucionado para disminuir la degradación, maximizando la calidad de la información que llega a sus receptores.

La estructura de la vegetación no es la única responsable por la variación en los cantos de *Catharus*. *C. gracilirostris* muestra marcadas diferencias en la estructura del canto entre poblaciones, a lo largo de su distribución. Estas diferencias han surgido posiblemente por el aislamiento que imponen barreras geográficas y por la distancia entre las poblaciones.

Aunque se encontraron variaciones en el canto entre las poblaciones de *Catharus gracilirostris*, el hecho de haber encontrado muy pocas diferencias morfológicas, y que exista semejanza en las características del canto entre individuos de las cuatro poblaciones, sugiere que aún existe cierto grado de flujo génico entre las poblaciones, principalmente entre las poblaciones más cercanas y con menores barreras. Además, es de esperar que la morfología tarde mas

tiempo en responder al aislamiento geográfico, particularmente si los hábitats poseen condiciones semejantes entre sí.

El canto de las especies de *Catharus* es sumamente variable. Esta variación refleja, al menos en parte, la adaptación a los bosques que estas especies habitan. Sin embargo, existen factores que probablemente han influido en la evolución y divergencia de estos cantos y que aún faltan por estudiar. Entre estos factores están selección sexual (Andersson 1994; Darwin 1871), relaciones filogenéticas (McCraken y Sheldon 1997; Price y Lanyon 2002), tamaño de territorio de los machos (Brenowitz 1982), carga de parásitos (Garamszegi 2005), tasa metabólica (Read y Weary 1992), ruido ambiental (Ryan y Brenowitz 1985), además de interacciones sociales, como por ejemplo el tipo de sistema reproductivo (Stutchbury *et al.* 1998).

6.2 Glosario

Bioacústica: ciencia que estudia los sonidos vocales o mecánicos producidos por los animales.

Canto: vocalización relativamente compleja, utilizada en interacciones con machos y/o hembras conespecíficos.

Degradación: se refiere a cualquier cambio en las características espectrales, temporales y estructurales de la señal acústica, que ocurren al dispersarse la señal.

Dialecto: canto que comparten un grupo de individuos delimitados geográficamente.

Elemento: mínima unidad discreta que conforma un canto.

Repertorio: todas las vocalizaciones producidas por un individuo.

Reverberación: ecos, producidos por efecto de reflexión o refracción del sonido,

haciendo que parte del sonido llegue al recipiente en un lapso de tiempo

posterior al sonido no afectado.

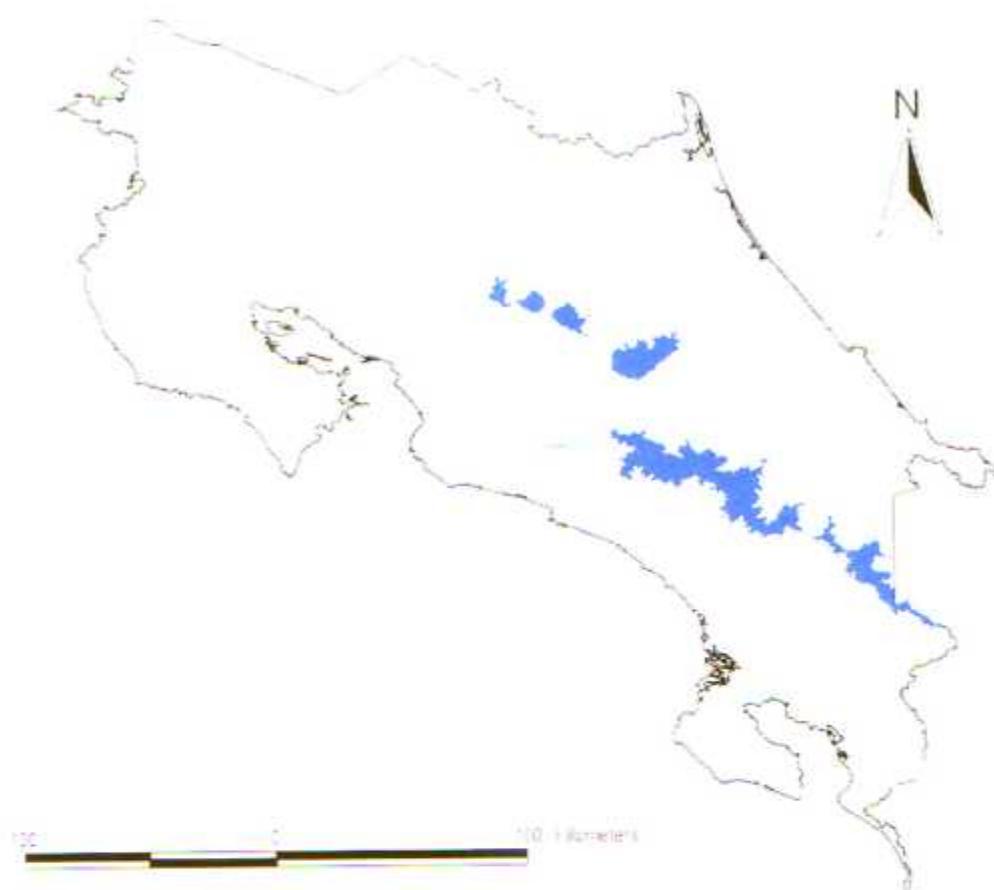
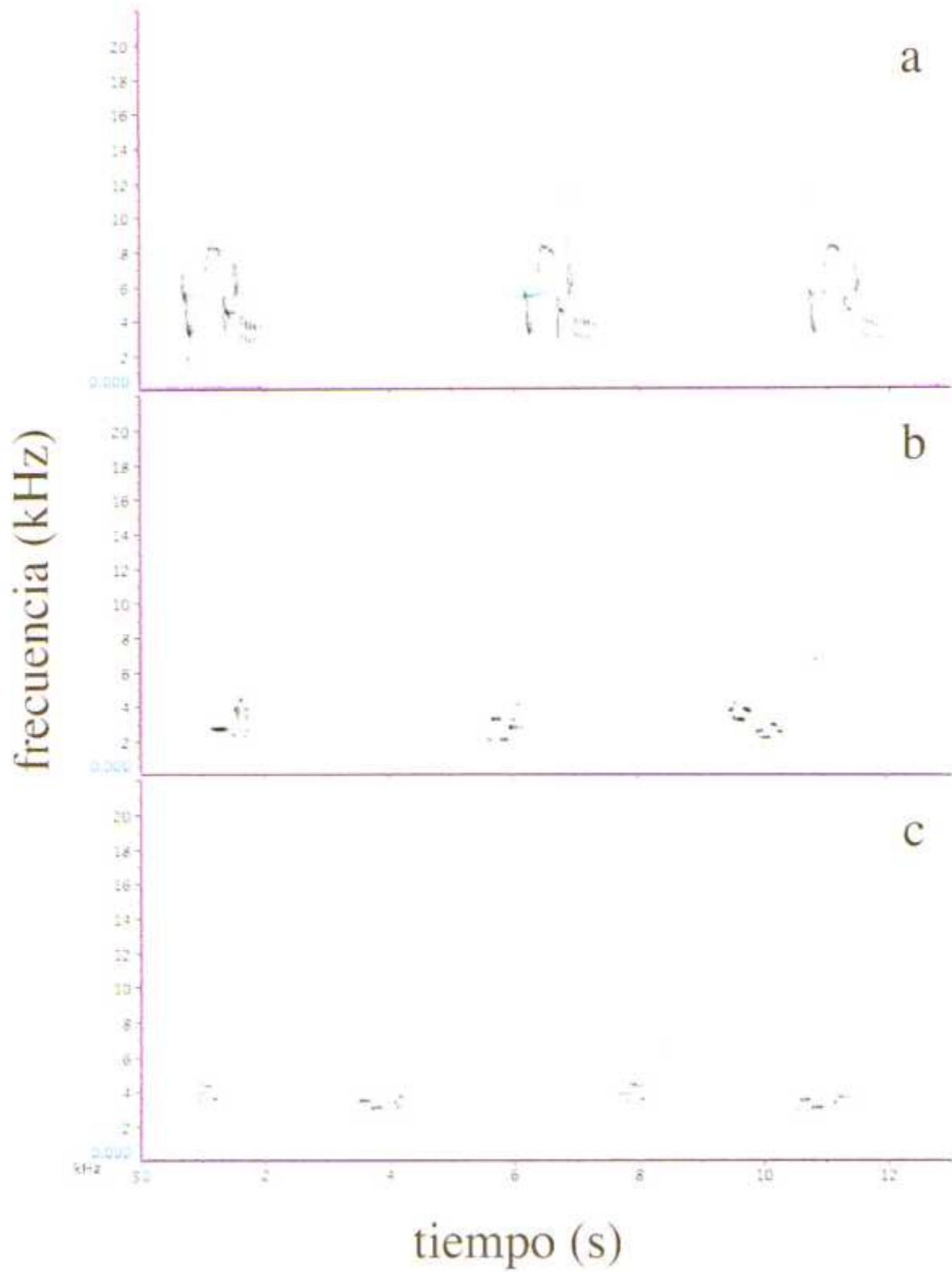


Figura 1. Mapa de la distribución de *Catharus gracilirostris* (Turdidae) en Costa Rica.



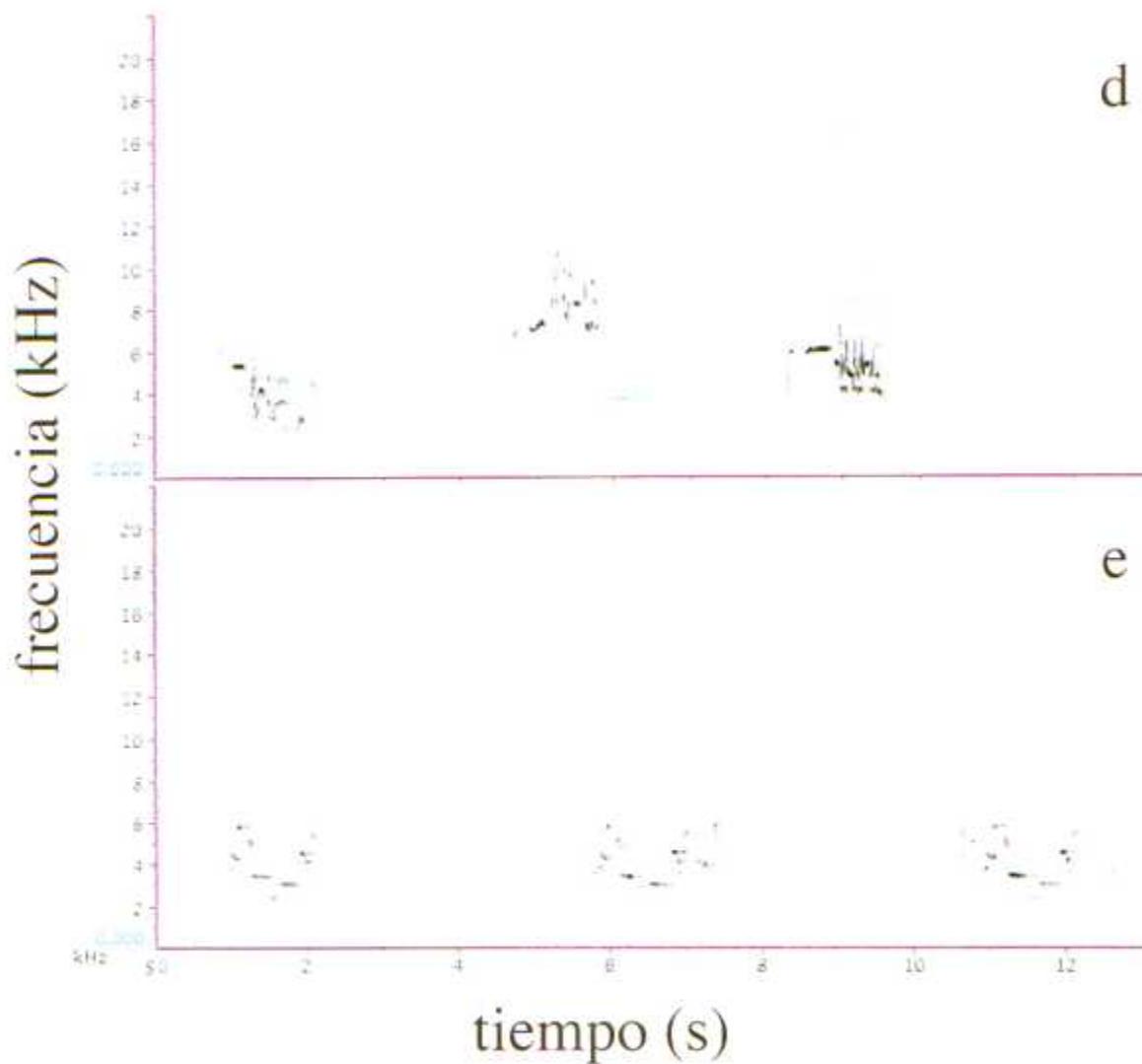


Figura 2. Sonogramas de los cantos de las cinco especies de *Catharus* residentes en Costa Rica. a- *C. aurantirostris*, b- *C. frantzii*, c- *C. fuscater*, d- *C. gracilirostris*, e- *C. mexicanus*.

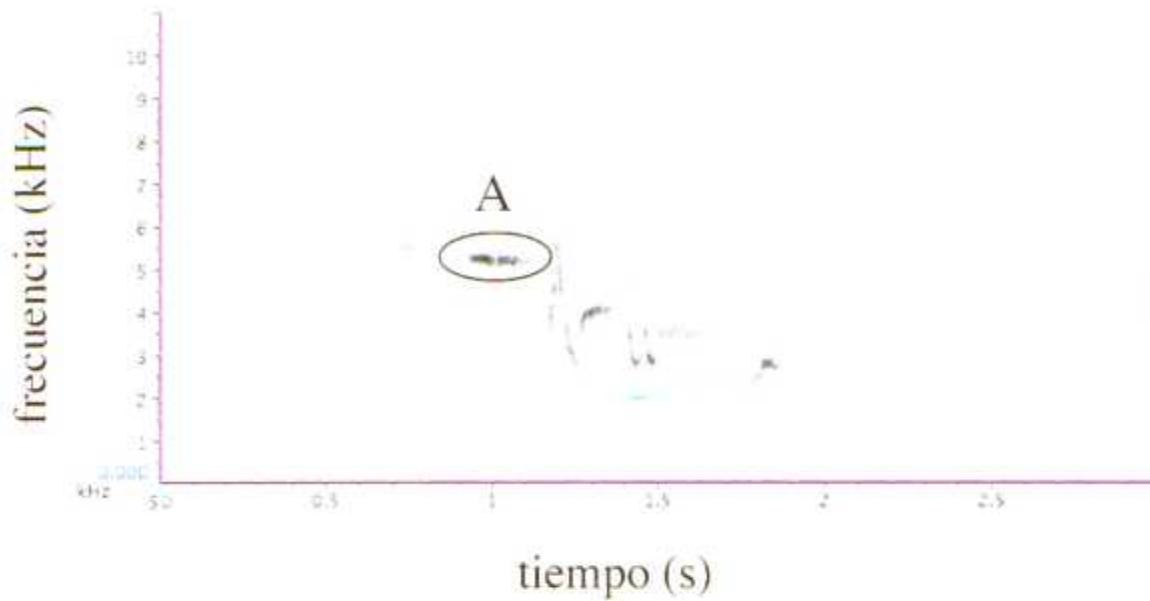


Figura 3. Sonograma del elemento A de *Catharus gracilirostris*. Estación Biológica Cerro de la Muerte

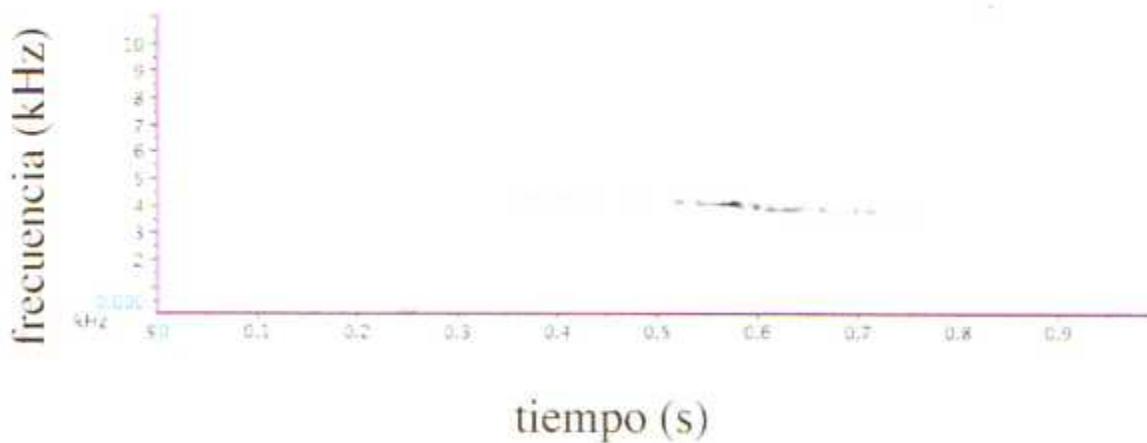


Figura 4. Sonograma del silbido de *Catharus gracilirostris*. Estación Biológica Cerro de la Muerte.

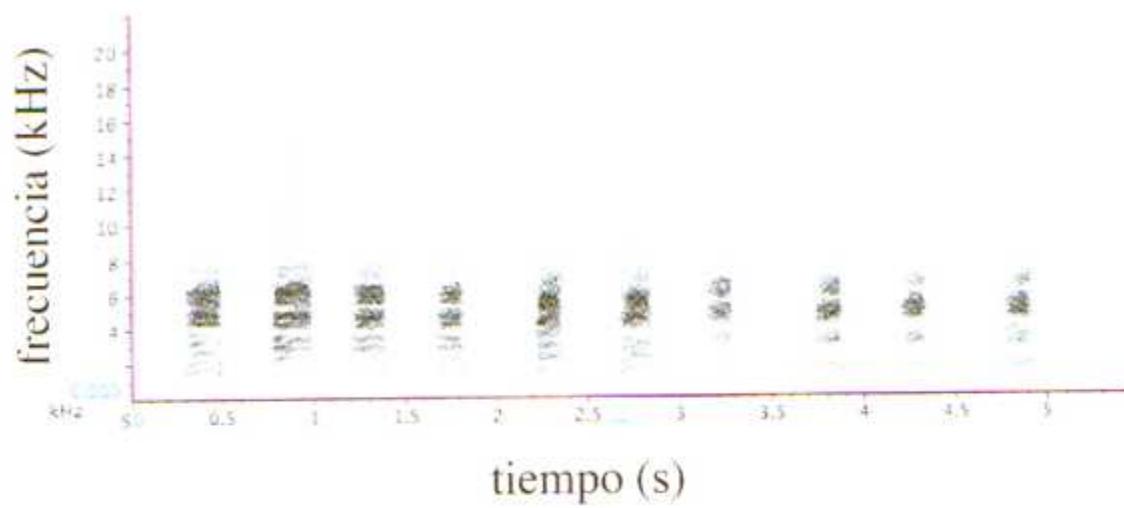


Figura 5. Sonograma del chuurp, producido por *Catharus gracilirostris*.

Estación Biológica Cerro de la Muerte.

Cuadro 1. Promedios y desviaciones estándar de las variables de canto medidas para las cinco especies de *Catharus*.

| Especie | FB (Hz) | FA (Hz) | ΔF (Hz) | ΔT (s) | FM (Hz) | PM (dB) | # c / m | TS (s) | TEP (s) | TC (s) |
|--------------------------|----------------|-----------------|-----------------|----------------|----------------|-------------|-----------|-------------|-----------|-----------|
| <i>C. aurantirostris</i> | 2117.65±456.1 | 3153.99±1635.13 | 1046.33±1657.04 | 1.08±0.22 | 3873.09±554.66 | 110.12±2.69 | 10.9±2.07 | 0.10±0.05 | 0.19±0.05 | 4.55±1.26 |
| <i>C. fuscater</i> | 2380.66±299.50 | 4194.23±431.56 | 1813.62±421.24 | 0.71±0.18 | 3275.91±311.42 | 104.85±4.75 | 14.8±2.38 | 0.07±0.07 | 0.27±0.05 | 3.44±0.68 |
| <i>C. frontzi</i> | 2024.22±244.43 | 4387.78±717.59 | 2363.56±641.57 | 0.78±0.10 | 3273.04±703.28 | 108.47±5.08 | 12.2±2.04 | 0.016±0.017 | 0.27±0.05 | 4.62±1.27 |
| <i>C. gracilirostris</i> | 3571.38±516.81 | 6900.75±835.89 | 3329.37±328.31 | 1.26±0.12 | 5119.16±554.42 | 113.16±4.23 | 11.2±2.25 | 0.10±0.03 | 0.31±0.08 | 4.66±1.27 |
| <i>C. mexicanus</i> | 2224.02±132.49 | 5809.02±697.33 | 3585.00±968.49 | 1.23±0.25 | 3594.59±299.25 | 112.55±7.43 | 8.70±2.31 | 0.05±0.04 | 0.22±0.06 | 4.96±1.01 |

Cuadro 2. Resultados de un análisis de discriminantes con las variables del canto, para las cinco especies del género *Catharus*.

| Variable | Wilks' Lambda | F (4,39) | p |
|----------------------|---------------|----------|-------|
| Frecuencia alta | 0.025 | 27.855 | 0.01 |
| Frecuencia baja | 0.014 | 10.953 | 0.01 |
| Δ Tiempo | 0.018 | 17.467 | 0.01 |
| TS | 0.010 | 4.558 | 0.004 |
| TC | 0.009 | 3.913 | 0.009 |
| Duración de elemento | 0.008 | 2.786 | 0.040 |
| Frecuencia máxima | 0.008 | 2.551 | 0.054 |
| Poder máximo | 0.006 | 0.949 | 0.446 |
| # cantos/min | 0.006 | 0.622 | 0.650 |

Cuadro 3. Promedios y desviaciones estándar de las variables de canto medidas para las cuatro poblaciones de *Catharus gracilirostris*.

| Población | FA (Hz) | FB (Hz) | ΔF (Hz) | ΔT (s) | FM (Hz) | PM (db) |
|-----------|-----------------|-----------------|-----------------|----------------|-----------------|-------------|
| Talamanca | 6345.77±1238.70 | 2961.03±803.88 | 3384.73±862.66 | 1.25±0.18 | 5024.41±985.27 | 101.78±6.72 |
| Irazú | 7307.54±1476.82 | 3454.16±1207.69 | 3853.38±779.71 | 1.28±0.16 | 5337.36±970.15 | 109.10±6.17 |
| Barva | 6640.53±1163.98 | 3220.80±980.14 | 3419.73±766.10 | 1.32±0.14 | 4834.90±1050.96 | 108.72±7.57 |
| Poás | 6909.51±1025.17 | 3329.52±1186.36 | 3580±603.62 | 1.30±0.14 | 5343.10±965.64 | 109.88±6.76 |

Cuadro 4. Promedios y desviaciones estándar de las variables medidas del elemento A para las cuatro poblaciones de *Catharus gracilirostris*.

| Población | ΔF (kHz) | ΔT (s) | FA (kHz) | FB (kHz) | FM (kHz) | PM (db) |
|-----------|------------------|----------------|-----------------|-----------------|-----------------|-------------|
| Talamanca | 524.25±87.70 | 0.36±0.07 | 5809.77±1057.75 | 5285.53±1056.42 | 5544.08±1077.83 | 97.32±9.17 |
| Irazú | 685.52±286.01 | 0.35±0.08 | 6245.34±943.78 | 5559.82±792.35 | 5937.43±911.81 | 106.26±8.16 |
| Barva | 484.30±105.51 | 0.36±0.07 | 6433.76±685.81 | 5949.46±682.11 | 6176.84±701.96 | 105.28±7.19 |
| Poás | 549.91±109.29 | 0.43±0.07 | 6057.80±721.21 | 5507.90±715.58 | 5808.22±731.09 | 103.78±8.29 |

Literatura Citada

- A.O.U. 1998. Check-list of North American birds. American Ornithologist's Union, Washington, D.C. 829 p.
- Andersson, M. 1994. Sexual Selection. Princeton University Press, New Jersey. 599 p.
- Avise, J. C., & D. Walker. 1998. Pleistocene phylogeographic effects on avian populations and the speciation process. *Proceedings of the Royal Academy of London B* 265:457-463.
- Badyaev, A. V., & E. S. Leaf. 1997. Habitat associations of song characteristics in *Phylloscopus* and *Hippolais* warblers. *Auk* 114:40-46.
- Baker, M. C., E. M. Baker, & M. S. A. Baker. 2001. Island and island-like effects on vocal repertoire of singing honeyeaters. *Animal Behaviour* 62:767-774.
- Baker, M. C., M. S. A. Baker, & E. M. Baker. 2003. Rapid evolution of a novel song and an increase in repertoire size in an island population of an Australian songbird. *Ibis* 145:465-471.
- Baptista, L. F., & J. E. Martínez-Gómez. 2002. La investigación bioacústica de las aves del archipiélago de Revillagigedo: un reporte de avance. *Huitzil* 3:33-41.
- Baptista, L. F., & K. L. Schuchmann. 1990. Song learning in the Anna Hummingbird (*Calypte anna*). *Ethology* 84:15-26.
- Barrantes, G. 2000. Ecology and evolution of *Phainoptila melanoxantha* (Bombycillidae, Aves) in the highlands of Costa Rica and Western Panamá. Ph. D. dissertation. University of Missouri, St. Louis.

- Barrantes, G., & J. E. Sánchez. 2000. A new subspecies of Black and Yellow Silky Flycatcher, *Phainoptila melanoxantha*, from Costa Rica. *Bulletin of the British Ornithologist's Club* 120:40-46.
- Beecher, M. D., S. E. Campbell, & J. C. Nordby. 2000. Territory tenure in song sparrows is related to song sharing with neighbours, but not to repertoire size. *Animal Behaviour* 59:29-37.
- Bergoing, J. P. 1998. *Geomorfología de Costa Rica*. Instituto Geográfico Nacional, San José, Costa Rica. 409 p.
- Brenowitz, E. A. 1982. Long-range communication of species identity by song in the red-winged blackbird. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 10:29-38.
- Brown, T. J., & P. Handford. 1996. Acoustic signal amplitude patterns: a computer simulation investigation of the acoustic adaptation hypothesis. *Condor* 98:608-623.
- Brown, T. J., & P. Handford. 2000. Sound design for vocalizations: quality in the woods, consistency in the fields. *Condor* 102:81-92.
- Budney, G. F., & R. W. Groetke. 1997. Techniques for audio recording vocalizations of tropical birds. *Ornithological Monographs* 48:147-163.
- Catchpole, C. K., & P. J. B. Slater. 1995. *Bird Song*. Cambridge University Press, Cambridge. 248 p.
- Chappuis, C. 1971. Un exemple de l'influence du milieu sur les emis. *La Terre et la vie* 118:183-202.
- Charif, R. A., C. W. Clark, & K. M. Fristrup. 2004. *Raven 1.2 User's Manual*. Cornell Laboratory of Ornithology, Ithaca, New York. 191 p.

- Clement, P. 2000. Thrushes. Princeton University Press, Princeton, New Jersey. 463 p.
- Cottam, G., & J. T. Curtis. 1956. The use of distance measures in phytosociological sampling. *Ecology* 37:451-460.
- Darwin, C. 1871. The descent of man, and selection in relation to sex. John Murray, London.
- Doutrelant, C., & M. M. Lambrechts. 2001. Macrogeographic Variation in Song ± a Test of Competition and Habitat Effects in Blue Tits. *Ethology* 107:533-544.
- Edwards, S. V., S. B. Kingan, J. D. Calkins, C. N. Balakrishnan, W. B. Jennings, W. J. Swanson, & M. D. Sorenson. 2005. Speciation in birds: genes, geography, and sexual selection. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 102:6550-6557.
- Ellinger, N., & W. Hödl. 2003. Habitat acoustics of a neotropical lowland forest. *Bioacoustics* 13:297-321.
- Evans, D. M., & W. Yong. 2000. Swainson's Thrush *en* A. Poole & F. Gill, eds. The Birds of North America.
- Farabaugh, S. M., & R. J. Dooling. 1996. Acoustic communication in parrots: laboratory and field studies of budgerigars, *Melopsittacus undulatus*. Pp. 97-117 *en* D. E. Kroodsma & E. H. Miller, eds. Ecology and evolution of acoustic communication in birds. Cornell University Press, Ithaca, N.Y. 587 p.
- Fotheringham, J. R., P. R. Martin, & L. Ratcliffe. 1997. Song transmission and auditory perception of distance in wood warblers (Parulinae). *Animal Behaviour* 53:1271-1285.

- Futuyma, D. J. 1986. *Evolutionary Biology*. Sinauer Associates, Inc., Massachusetts. 600 p.
- Garamszegi, L. Z. 2005. Bird song and parasites. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 59:167-180.
- Grant, P. 1986. *Ecology and evolution of Darwin's finches*. Princeton University Press, New Jersey. 492 p.
- Grießmann, B., & M. Naguib. 2002. Song Sharing in Neighboring and Non-Neighboring Thrush Nightingales (*Luscinia luscinia*) and its Implications for Communication. *Ethology* 108:377-387.
- Haffer, J. 1970. Geological-climatic history and zoogeographic significance of the Urabá region in northwestern Colombia. *Caldasia* 10:603-636.
- Haffer, J. 1974. *Avian speciation in tropical South America*. Nuttall Ornithological Club, Cambridge, Massachusetts.
- Handford, P., & S. C. Loughheed. 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* 93:644-658.
- Hooghiemstra, H., A. M. Cleef, G. Noldus, & M. Kappelle. 1992. Upper quaternary vegetation dynamics and palaeoclimatology of the La Chonta bog area (Cordillera de Talamanca, Costa Rica). *Journal of Quaternary Science* 7:205-225.
- Hughes, M., H. Hultsch, & D. Todt. 2002. Imitation and Invention in Song Learning in Nightingales (*Luscinia megarhynchos* B., Turdidae). *Ethology* 108:97-113.

- Irwin, D. E., & J. H. Irwin. 2002. Circular overlaps: Rare demonstrations of speciation. *Auk* 119:596-602.
- Jones, P. W., & T. M. Donovan. 1996. Hermit Thrush. Pp. 1-24 *en* A. Poole & F. Gill, eds. *The Birds of North America*.
- King, A. P., M. J. West, D. H. Eastzer, & J. E. R. Staddon. 1981. An experimental investigation of the bioacoustics of cowbird song. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 9:211-217.
- Kroodsma, D. E. 1982. Learning and the ontogeny of sound signals in birds. Pp. 1-23 *en* D. E. Kroodsma & E. H. Miller, eds. *Acoustic communication in birds. Song learning and its consequences*. Academic Press, New York. 388 p.
- Kroodsma, D. E. 2004. The diversity and plasticity of birdsong. Pp. 108-131 *en* P. Marler & H. Slabbekoorn, eds. *Nature's Music. The science of birdsong*. Elsevier Academic Press, San Diego. 513 p.
- Kroodsma, D. E., & E. H. Miller. 1996. *Ecology and evolution of acoustic communication in birds*. Cornell University Press, Ithaca, N.Y. 587 p.
- Kroodsma, D. E., J. M. E. Vielliard, & F. G. Stiles. 1996. Study of bird sounds in the neotropics: Urgency and opportunity. Pp. 269-281 *en* D. E. Kroodsma & E. H. Miller, eds. *Ecology and evolution of Acoustic Communication in Birds*. Cornell University Press, Ithaca, N.Y. 587 p.
- MacDougall-Shackleton, E. A., & S. A. MacDougall-Shackleton. 2001. Cultural and genetic evolution in mountain White-crowned sparrows: song dialects are associated with population structure. *Evolution* 55:2568-2575.

- Marler, P., & M. Tamura. 1962. Song dialects in three populations of the white-crowned sparrow. *Condor* 64:368-377.
- Marten, K., & P. Marler. 1977. Sound transmission and its significance for animal vocalization. I. Temperate habitats. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 2:271-290.
- Mayr, E. 1963. *Animal species and evolution*. Harvard University Press, Cambridge. 797 p.
- McCracken, K. G., & F. H. Sheldon. 1997. Avian vocalizations and phylogenetic signal. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 94:3833-3836.
- Morton, E. S. 1975. Ecological sources of selection on avian sounds. *American Naturalist* 109:17-34.
- Morton, E. S., & K. C. Derrickson. 1996. Song ranging by the dusky antbird, *Cercomacra tyrannina* ranging without song learning. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 39:195-201.
- Morton, E. S., S. L. Gish, & M. Van der Voort. 1986. On the learning of degraded and undegraded songs in the Carolina Wren. *Animal Behaviour* 34:815-820.
- Mundinger, P. C. 1982. Microgeographic and macrogeographic variation in the acquired vocalizations of birds *in* D. E. Kroodsma & E. H. Miller, eds. *Acoustic Communication in Birds*. Academic Press, New York. 388 p.
- Nemeth, E., H. Winkler, & T. Dabelsteen. 2001. Differential degradation of antbird songs in a neotropical rainforest: adaptation to perch height? *Journal of the Acoustic Society of America* 110:3263-3274.

- Newton, I. 2003. The speciation and biogeography of birds. Academic Press, London. 668 p.
- Nottebohm, F. 1970. Ontogeny of bird song. *Science* 167:950-956.
- Nowicki, S., & W. A. Searcy. 2004. Song function and the evolution of female preferences - Why birds sing, why brains matter. *Behavioral Neurobiology of Birdsong* 1016:704-723.
- Oberweger, K., & F. Goller. 2001. The metabolic cost of birdsong production. *Journal of Experimental Biology* 204:3379-3388.
- Outlaw, D. C., G. Voelker, B. Mila, & D. Girman. 2003. Evolution of long-distance migration and historical biogeography of *Catharus* thrushes: a molecular phylogenetic approach. *Auk* 120:299-310.
- Päckert, M., J. Martens, J. Kosuch, A. A. Nazarenko, & M. Veith. 2003. Phylogenetic signal in the song of crests and kinglets (*Aves: Regulus*). *Evolution* 57:616-629.
- Padgham, M. 2004. Reverberation and frequency attenuation in forests- implications for acoustic communication in animals. *Journal of the Acoustic Society of America* 115:402-410.
- Patten, M. A., J. T. Rotenberry, & M. Zuk. 2004. Habitat selection, acoustic adaptation, and the evolution of reproductive isolation. *Evolution* 58:2144-2155.
- Price, J. J., & S. M. Lanyon. 2002. Reconstructing the evolution of complex bird song in the oropendolas. *Evolution* 56:1514-1529.

- Read, A. F., & D. M. Weary. 1992. The evolution of bird song: comparative analyses. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* 338:165-187.
- Remsen, J. V. 2005. Pattern, process, and rigor meet classification. *Auk* 122:403-413.
- Richards, D. G., & R. H. Wiley. 1980. Reverberations and amplitude fluctuations in the propagation of sound in a forest: implications for animal communication. *American Naturalist* 115:381-399.
- Rivers, J. W., & D. E. Kroodsma. 2000. Singing behavior of the Hermit Thrush. *Journal of Field Ornithology* 71:467-471.
- Rothstein, S. I., & R. C. Fleischer. 1987. Vocal dialects and their possible relation to honest status signaling in the Brown-headed Cowbird. *Condor* 89:1-23.
- Ryan, M. J., & E. A. Brenowitz. 1985. The role of body size, phylogeny, and ambient noise in the evolution of bird song. *American Naturalist* 126:87-100.
- Seddon, N. 2005. Ecological adaptation and species recognition drives vocal evolution in neotropical suboscine birds. *Evolution* 59:200-215.
- Slabbekoorn, H. 2004. Singing in the wild: the ecology of birdsong. *in* P. Marler & H. Slabbekoorn, eds. *Nature's Music. The science of birdsong*. Elsevier Academic Press, San Diego. 513 p.
- Slabbekoorn, H., J. Eilers, & T. B. Smith. 2002. Birdsong and sound transmission: The benefits of reverberations. *Condor* 104:564-573.
- Snow, D. 1968. The singing assemblies of Little Hermits. *The Living Bird* 7:47-55.

- Stiles, F. G. 1985. Geographic variation in the Fiery-throated Hummingbird, *Panterpe insignis*. Ornithological Monographs 36:23-30.
- Stiles, F. G., & A. F. Skutch. 1989. A guide to the birds of Costa Rica. Cornell University Press, New York. 511 p.
- Stutchbury, B. J., & E. S. Morton. 2001. Behavioral ecology of tropical birds. Academic Press, San Diego. 165 p.
- Stutchbury, B. J., E. S. Morton, & W. H. Piper. 1998. Extra-pair mating system of a synchronously breeding tropical songbird. Journal of Avian Biology 29:72-78.
- ten Cate, C. 2004. Birdsong and evolution. Pp. 296-317 *en* P. Marler & H. Slabbekoorn, eds. Nature's Music. The science of birdsong. Elsevier Academic Press, San Diego. 513 p.
- Van Buskirk, J. 1997. Independent evolution of song structure and note structure in American wood warblers. Proceedings of the Royal Academy of London, Series B 264:755-761.
- Vuilleumier, F. 1970. Insular biogeography in continental regions. I. The Northern Andes of South America. American Naturalist 104:373-388.
- Wasserman, F. E. 1979. The relationship between habitat and song in the White-throated Sparrow. Condor 81:424-426.
- West-Eberhard, M. J. 2005. Developmental plasticity and the origin of species differences. Proceedings of the National Academy of Sciences 102:6543-6549.
- Wiley, R. H. 1991. Associations of song properties with habitats for territorial oscine birds of eastern North America. American Naturalist 138:973-993.

- Wiley, R. H., & D. G. Richards. 1978. Physical constraints on acoustic communication in the atmosphere: implications of the evolution of animal vocalizations. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 3:69-94.
- Wiley, R. H., & D. G. Richards. 1982. Adaptations for acoustic communication in birds. Sound transmission and signal detection. Pp. 132-181 *en* D. E. Kroodsma & E. H. Miller, eds. *Acoustic communication in birds*. Vol. 1. Production, perception, and design features of sounds. Academic Press, New York. 388 p.
- Wright, T. F., & G. S. Wilkinson. 2001. Population genetic structure and vocal dialects in an amazon parrot. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 268:609-616.
- Yeh, P. J. 2004. Rapid evolution of a sexually selected trait following population establishment in a novel habitat. *Evolution* 58:166-174.

Anexo 1. Localidades donde se estudiaron las cinco especies de *Catharus* (Turdidae) y número de individuos grabados en cada una de ellas.

| Especie | Sitio | # de individuos |
|---------------------------|---------------------------------------|-----------------|
| <i>C. aurantiirostris</i> | Santa Elena, Monteverde | 1 |
| | Las Nubes, Coronado | 3 |
| | Quercua, Ochomogo | 3 |
| | Estación Biológica Las Cruces | 3 |
| <i>C. mexicanus</i> | Arenal Observatory Lodge | 2 |
| | Parque Nacional Braulio Carrillo | 1 |
| | Reserva Biológica El Copal | 3 |
| | Rancho Naturalista, Turrialba | 3 |
| <i>C. fuscater</i> | Monteverde | 3 |
| | Cascajal, Coronado | 3 |
| | Parque Nacional Tapanti | 2 |
| | Muñeco, Paraíso | 2 |
| <i>C. frantzii</i> | Volcán Barva | 2 |
| | Volcán Poás | 1 |
| | La Chonta | 2 |
| | Cascajal, Coronado | 4 |
| | Muñeco, Paraíso | 1 |
| <i>C. gracilirostris</i> | Volcán Barva | 10 |
| | Volcán Poás | 10 |
| | Volcán Irazú | 10 |
| | Ojo de Agua | 2 |
| | La Georgina | 4 |
| | Estación Biológica Cerro de la Muerte | 2 |
| | Estación Biológica Cuerici | 2 |

Anexo 2. Individuo de *Catharus gracilirostris*. Estación Biológica Cuerici,
Cordillera de Talamanca, 2006.



