

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

**Variación microgeográfica y evolución cultural del canto de *Microcerculus philomela*  
(Aves:Troglodytidae).**

**Tesis sometida a consideración de la Comisión de Trabajos Finales de Graduación de  
la Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica, para optar por el grado académico  
de Licenciado en Biología con énfasis en Zoología.**

**Marcelo Araya Salas**

**Ciudad Universitaria Rodrigo Facio, Costa Rica  
2010**

## **MIEMBROS DEL TRIBUNAL**

**Dr. Gilbert Barrantes** \_\_\_\_\_

**Director de tesis**

**Dr. William Eberhard** \_\_\_\_\_

**Integrante del Comité Asesor**

**Dr. Edgardo Arevalo** \_\_\_\_\_

**Integrante del Comité Asesor**

**Dra. Virginia Solís Alvarado** \_\_\_\_\_

**Decana Facultad de Ciencias y Presidenta del Tribunal**

**M.Sc. Federico Bolaños** \_\_\_\_\_

**Miembro del Tribunal**

**Marcelo Araya Salas** \_\_\_\_\_

**Postulante**

## **AGRADECIMIENTOS**

Quiero agradecer a Gilbert Barrantes, William Eberhard, Edgardo Arevalo y Elisabeth Kalko por sus invaluable consejos a lo largo de este trabajo. También agradecer a todas las organizaciones y personas que de una u otra forma colaboraron durante la realización de esta tesis. Quiero agradecer especialmente a Marco Tschapka, Donald Kroodsma, Pichi, Chirras y Julio por su colaboración; al proyecto TEAM, Laboratorio de Bioacústica Borrór, Biblioteca Macaulay y Gerardo Obando por las grabaciones; Birder's Exchange y la Asociación Ornitológica de Costa Rica por el apoyo financiero y a la Universidad de Costa Rica, la Universidad de Ulm, la Organización para Estudios Tropicales y el Laboratorio de Bioacústica de la UCR por el apoyo logístico.

## INDICE GENERAL

Índice	Página
AGRADECIMIENTOS .....	iii
INDICE GENERAL .....	iv
INDICE DE FIGURAS .....	v
1. ESTADO DEL CONOCIMIENTO .....	1
2. OBJETIVO .....	5
3. MATERIALES Y MÉTODOS .....	6
3.1. Sitios de estudio.....	6
3.2. Grabación y análisis del canto.....	6
3.3. Análisis de similitud de los cantos.....	7
3.4. Ajuste de los cantos al Análisis Elíptico de Formas.....	10
3.5. Análisis estadístico .....	11
4. RESULTADOS .....	12
4.1. Variación geográfica del canto.....	12
4.2. Versatilidad del canto.....	16
5. DISCUSIÓN .....	20
5.1 Variación geográfica del canto.....	20
5.2. Versatilidad del canto.....	22
5.3 Evolución cultural del canto.....	22

6. CONCLUSIÓN GENERAL .....	25
7. LITERATURA CITADA .....	26

## INDICE DE FIGURAS

Índice	Página
Fig 1. Espectrograma de un canto de <i>Microcerculus philomela</i> del Sector El Ceibo del Parque Nacional Braulio Carrillo.....	4
Fig 2. Sitios de estudio en la zona atlántica de Costa Rica.....	6
Fig 3. Esquema del proceso de análisis de formas por medio de descriptores elípticos de Fourier.....	9
Fig 4. Esquema de la precisión en la representación de los ítems de acuerdo al número de armónicos.....	9
Fig 5. Distribución de los cantos de individuos de cuatro poblaciones de <i>M. philomela</i> en un espacio bidimensional definido por los dos primeros componentes principales según la posición relativa de las notas en el canto basado en el análisis de formas de Fourier y el análisis espectro-temporal en base a variables cuantitativas del canto.....	13
Fig 6. Análisis de Conglomerados del canto promedio de 37 individuos (cuatro sitios) y 46 individuos (ocho sitios).....	15
Fig 7. Distribución de frecuencias del número máximo de notas por canto. Se evaluaron 290 de 46 individuos de <i>M. philomela</i> .....	16
Fig 8. Correlaciones entre el número máximo de notas por canto y el índice de frecuencia del canto para los individuos con más de 6 cantos.....	17
Fig 9. Espectrograma de los tipos de canto de tres sitios diferentes.....	19
Fig 10. Espectrogramas de los tipos de canto de poblaciones de <i>M. philomela</i> de Belice, Chiapas y Matagalpa.....	24

## RESUMEN

Investigué la variación del canto en una escala microgeográfica en *Microcerculus philomela*. Esta ave tiene un repertorio de canto único compuesto 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 intraindividual del canto. Los pájaros 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 de la cual se genera la variación del canto en esta especie puede generar propiciar las imprecisiones en el proceso de aprendizaje produciendo un canto altamente inestable que tiende a variar dentro de una escala geográfica muy pequeña.

## 1. Estado del conocimiento

La variación de las vocalizaciones a nivel geográfico es un fenómeno ampliamente documentado en diferentes especies de aves (Kroodsma 2005). En estos casos, cada población y algunas veces subgrupos dentro de una población, cantan una variante del canto específico (Baker y Cunningham 1985). La variación puede surgir por causas que se dan a diferentes niveles. Las causas últimas que producen esta variación son la selección natural, la selección sexual, la deriva génica y la deriva cultural. Estas causas actúan por medio de mecanismos tales como cambios en frecuencias alélicas, imprecisiones durante el proceso de aprendizaje, consecuencia de eventos vicariantes, adaptación al ambiente o como resultado del grado de aprendizaje en el desarrollo del canto (Mundinger 1982).

Las especies de aves que muestran un mayor grado de aprendizaje en sus vocalizaciones (oscines, colibríes, psitácidos y algunos pocos suboscines) 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 (Tubaro 1999). Por el contrario, en especies con un mayor componente innato en sus vocalizaciones (no paseriformes y suboscines) un solo tipo de canto ocurre a través de grandes extensiones geográficas y los diferentes tipos de canto muchas veces reflejan las variantes genotípicas de la especie (Kroodsma 2005), siendo incluso utilizados en la clasificación sistemática de estos grupos (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 más genéticamente determinado, 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) y de la selección de ciertas variantes del canto (Vallet y Kreutzer 1995).

Los patrones de distribución geográfica de las variantes del canto también aportan información sobre otros aspectos de la biología de las especies. La variación a nivel

microgeográfico puede ser un indicador del periodo en que los individuos aprenden el canto (Thompson 1970). Los individuos juveniles adquieren sus cantos a través de la exposición a modelos de canto adultos durante un periodo sensible, generalmente unas pocas semanas en las primeras etapas de la vida (Marler y Peters 1987, Bohner 1990, Nelson et al. 1995, Hultsch y Todt 2004). Cuando los individuos juveniles transcurren su periodo sensible antes de dispersarse adquieren el canto del padre o de vecinos de su población de origen (Zann 1990). Estos individuos llevan el canto de esa población a los sitios donde se dispersan, generando un traslape en la distribución geográfica de los tipos de canto. Al contrario, cuando los juveniles aprenden el canto de aves vecinas luego del proceso de dispersión, los tipos de canto presentan una distribución de bloques, con menos traslape entre ellos. Estas variantes de cantos aprendidos con límites geográficos definidos son referidas como dialectos (Kroodsma 2004).

A pesar del creciente interés sobre el comportamiento vocal de las aves en los trópicos la mayoría de los estudios en este campo se han hecho en zonas templadas y al igual que en muchos otros aspectos de la biología de las aves existe un gran desconocimiento de la diversidad de estos rasgos en aves neotropicales (Nottebohm 1969, Kroodsma 1982). El gran marco teórico que se ha generado en cuanto al efecto del aprendizaje en la evolución del canto en aves se ha sustentado casi exclusivamente en estudios de aves de zonas templadas y solo recientemente se ha empezado a investigar este tópico en aves tropicales (e.g. Gaunt et al. 1994, Saranathan et al. 2007). En ese sentido los trabajos sobre el comportamiento vocal de las aves neotropicales son un paso fundamental para entender la diversidad presente en los trópicos.

Las especies de la familia Troglodytidae se distinguen por la producción de cantos melódicos y por tener comportamientos vocales complejos como los duetos, los contracantos (song matching) y la improvisación (Perrins 2003, Mann et al. 2009). Los soterréis son aves en su mayoría altamente territoriales y con conductas sociales que generan una gran variedad de interacciones entre individuos (Perrins 2003) comportamientos que se ha sugerido propician el surgimiento del aprendizaje en el canto (Nottebohm 1972). Especies de al menos cinco géneros distintos han mostrado evidencia directa o indirecta de tener aprendizaje en sus cantos (Mundinger 1982, Morton et al. 1986, Catchpole y Rowell 1993, Price 1998, Kroodsma et al. 2002). Dentro de esta familia sobresale *Microcerculus philomela* por tener uno de los cantos regularmente repetidos más largos de todas las aves cantoras (Wiley 2000). Este es un canto de una alta complejidad (Leger et al. 2000) que consiste en notas de tonos puros separados por intervalos cortos de tiempo, sin

elementos modulados o de amplio rango de frecuencia (Fig. 1), característica que no ha sido observada en otras especies de aves (Hardy y Delaney 1987, Wiley 2000). Stiles (1983) sugirió la presencia de “marcados dialectos locales” en esta especie, con una tonada específica para cada sitio.

*Microcerculus philomela* es residente del sotobosque de bosques maduros desde el Sur de México hasta la región Norte de Costa Rica (AOU 1998). Se encuentra localmente desde las bajuras hasta los 1400 m.s.n.m. (Stiles y Skutch 1989). La literatura sobre su biología está limitada a la distribución geográfica (Slud 1958) y taxonomía (Stiles 1983). Existe un único estudio de las vocalizaciones de esta especie donde se describe la variación individual del canto en tres aves de la Estación Biologica La Selva, en la región Atlántica de Costa Rica (Leger et al. 2000).

La variación del canto entre poblaciones cercanas también podría surgir debido a diferencias genéticas en especies con poco aprendizaje del canto, por lo que es necesario que haya flujo génico entre las poblaciones para que se cumpla la hipótesis de divergencia de canto por aprendizaje. El flujo génico entre poblaciones cercanas en una escala geográfica como la de este estudio, parece ser la norma en aves. Barrowclough (1980) estimó el flujo génico en 16 especies de aves de diferentes grupos taxonómicos y encontró que existe un nivel elevado de flujo generalizado, tanto en especies con distribución continua como en especies con distribución agregada. Este trabajo incluyó las especies *Cistothorus palustris* y *Thryomanes bewickii* de la familia Troglodytidae las cuales comparten historias de vida similares a *M. philomela*: habitan el sotobosque, forrajean y vocalizan sobre el suelo o en perchas de poca altura y son altamente territoriales (Stiles y Skutch 1989, Vuilleumier 2009). Además alcanzan la región tropical al extremo sur de su distribución por lo que algunas de sus poblaciones comparten hábitats similares a la especie de este estudio. Por lo tanto, es posible que estas especies nos puedan dar una idea bastante cercana del flujo génico en *M. philomela*. Un flujo génico alto entre poblaciones cercanas también ha sido estimado para otras especies de aves neotropicales de zonas abiertas (*Ramphocelus dimonianus*, *Thraupis episcopus*, *Saltator albicollis* Brawn et al. 1996) e interior de bosque (*Chiroxiphia linearis*; McDonald 2009). Por otro lado, la evidencia de flujo génico limitado entre poblaciones cercanas sin barreras geográficas entre sí resulta escasa. En los pocos casos documentados se ha relacionado a diferencias climáticas entre sitios que generan una asincronía reproductiva entre poblaciones (Moore et al. 2005) o a una “bifurcación genealógica” que limita el flujo génico a nivel de subespecies (Irwin y Gibbs 2009). Ambos escenarios resultan poco probables en las poblaciones estudiadas de *M. philomela*. La homogeneidad climática del área de

estudio hace improbable un efecto del clima sobre la sincronía reproductiva en las poblaciones de *M. philomela*. La “bifurcación genealógica” descrita por Irwin y Gibbs (2009) aísla parcialmente dos grupos de subespecies a lo largo de grandes extensiones geográficas (cientos de kilómetros), por lo cual no coincide con la escala geográfica de este estudio y probablemente tampoco coincida con la estructura genética de la población en el área de estudio (probablemente no hayan varias subespecies de *M. philomela* en esa área). En conjunto, la evidencia apoya el supuesto en el cual se basa la hipótesis de este trabajo, de que existe un flujo génico entre poblaciones de *M. philomela* dentro de un área de 25 kilómetros de diámetro y que habitan un continuo de hábitat homogéneo.

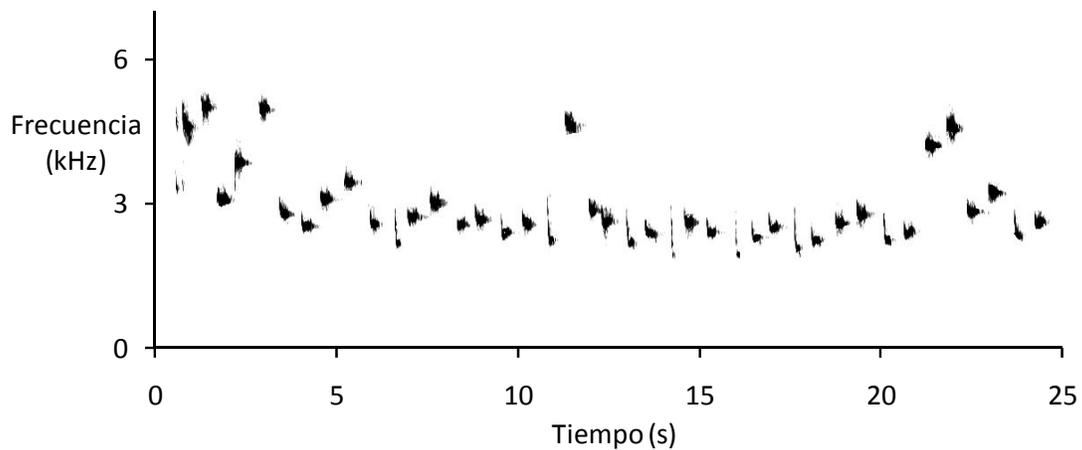


Fig 1. Espectrograma de un canto de *Microcerculus philomela* del Sector El Ceibo del Parque Nacional Braulio Carrillo.

## **2. Objetivo**

**Objetivo.** Inferir, con base en la distribución espacial de los diferentes tipos de canto, el grado de aprendizaje en el canto de *Microcerculus philomela*.

### **Hipótesis**

Un alto grado de aprendizaje durante el desarrollo del canto tiende a generar variación del mismo a una escala microgeográfica incluso cuando existe intercambio genético entre las poblaciones.

### **Predicción**

- Si esta especie tiene un alto grado de aprendizaje del canto, se espera que presente diferentes tipos de canto en un área geográfica de 25 kilómetros de diámetro.

### **3. Materiales y métodos**

#### **3.1. Sitios de estudio**

El estudio lo llevé a cabo en ocho localidades de la región norte de la zona atlántica de Costa Rica (Fig. 2): 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 entre los sitios más lejanos es de 23.4 km.

#### **3.2. Grabación y análisis del canto**

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. Medí las siguientes variables para cada nota en el análisis espectrográfico: *frecuencia fundamental* (frecuencia con la mayor energía), *tiempo inicial*, *rango de frecuencia*, y *duración de las notas*. En base a estas variables calculé el *tiempo en el canto* (el tiempo respecto a la primera nota), el *máximo número de notas* (el máximo número de notas en el canto), la *tasa de canto* (número de notas por minuto), *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).

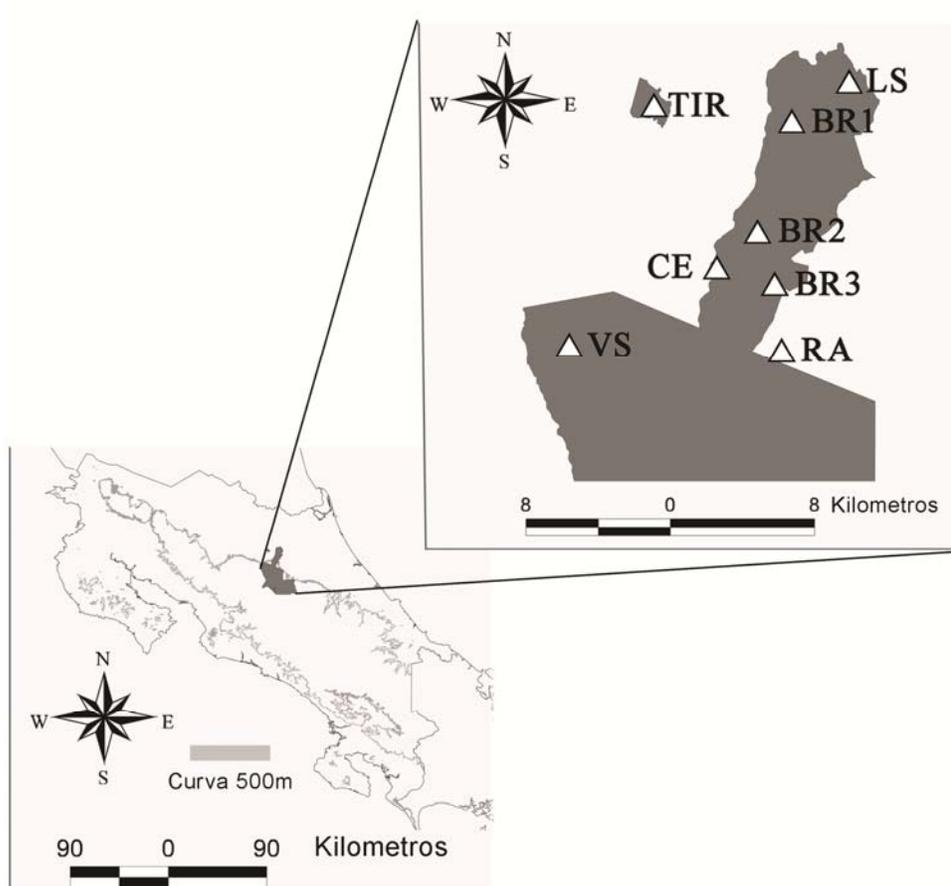


Fig 2. Sitios de estudio en la zona atlántica de Costa Rica. Reserva Biológica La Tirimbina (TIR); Estación El Ceibo del Parque Nacional Braulio Carrillo (CE); Reserva Raraavis (RA); Estación Biológica La Selva (LS); Virgen del Socorro (VS) y tres sitios dentro del Parque Nacional Braulio Carrillo (BR1, BR2, BR3). Las regiones en gris representan las zonas bajo alguna categoría de protección ambiental.

### 3.3. Análisis de similitud de los cantos

El arreglo de las notas (la posición relativa de las notas dentro del canto) ha sido sugerida como la característica del canto que mas varía entre distintas poblaciones en esta especie (Stiles 1983). Por lo tanto, para llevar a cabo un análisis que tome en cuenta la posición de las notas dentro del canto y que no se vea afectado drásticamente por fuentes de variación individual como la variación en la frecuencia del canto, y la omisión de notas (descritas más adelante) utilicé el Análisis Elíptico de Formas de Fourier (AEF, Kuhl y Giardina 1982), usando el programa PAST

(Hammer et al. 2001). Este análisis es generalmente aplicado en la evaluación cuantitativa de los contornos bidimensionales de formas biológicas (e.g. fósiles, hojas, exoesqueletos). Para poder aplicar el AEF es necesario definir un contorno de los ítems que se van a comparar (Fig. 3A-C). Para esto se toman varios puntos que sean los que mejor representan su forma y cada uno es referido con coordenadas  $x$ ,  $y$  con respecto a dos ejes perpendiculares que atraviesan el contorno. El análisis crea dos funciones en base a las series de Fourier (una para  $x$  y otra para  $y$ ) que definen el contorno bidimensional del ítem. Un mayor número de coordenadas utilizadas para calcular estos pares de funciones (llamados en conjunto armónicos) aumenta la precisión de la representación (Fig. 4). El análisis devuelve el valor de los coeficientes de Fourier para armónicos calculados con diferente número de pares de coordenadas utilizadas (2, 3, 4...), por lo que cada canto está representado por una serie de estos coeficientes, cada uno proveniente de armónicos con diferente precisión en la representación del contorno, desde el armónico calculado con dos pares de coordenadas hasta el calculado en base al número máximo de coordenadas. Esta matriz es usada en análisis estadísticos multivariados y en métodos de ordenación para determinar la similitud entre los objetos estudiados. Este análisis se entiende mejor al hacer una analogía con la forma en que las personas distinguimos un par de vehículos que se aproximan a lo lejos. A larga distancia lo que percibimos solo nos ayuda a distinguir entre un bus y una moto. Más de cerca podemos distinguir entre un carro de carga o un automóvil. Cuando esta frente a nosotros podemos distinguir fácilmente la marca y el modelo. De igual manera los cantos más disímiles variaran desde los primeros armónicos y los mas semejantes diferirán solo en armónicos que mejor representan los cantos. Es necesario aclarar que la variación en cuanto a esta característica del canto no ha sido documentada como una señal de condición o calidad del macho y su uso en este estudio se debe únicamente a su posible utilidad en representar la variación del canto que se ha sugerido ocurre entre poblaciones de esta especie. La significancia biológica de la posible variación de este rasgo permanecerá fuera de los alcances de este trabajo.

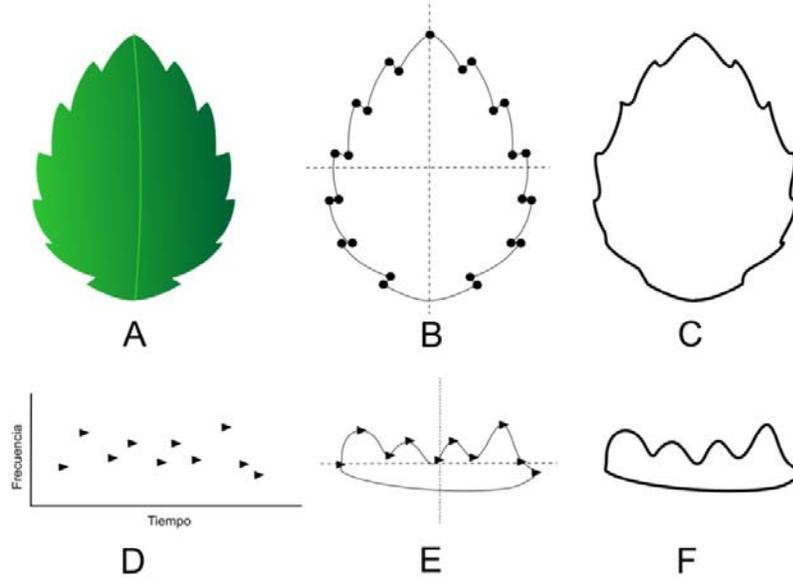


Fig 3. Esquema del proceso de análisis de formas por medio de descriptores elípticos de Fourier. El contorno de una hoja (A) es definido por puntos que son anotados como coordenadas x,y con respecto a ejes que atraviesan el contorno (B). Los descriptores elípticos de Fourier funcionan como curvas que se ajustan sobre esos puntos (C). En el análisis propuesto las notas del canto de *Microcerculus philomela* (D) serían los puntos sobre los ejes de frecuencia y tiempo (E), con los que se construirá un contorno utilizando los descriptores de Fourier (F).

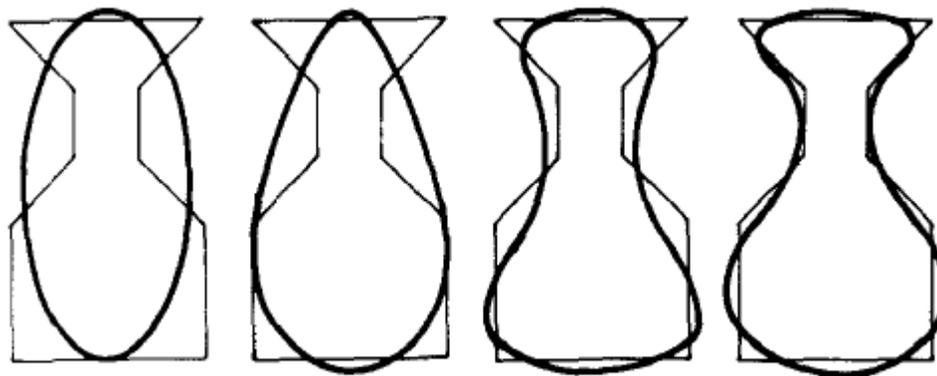


Fig 4. Esquema de la precisión en la representación de los ítems de acuerdo al número de armónicos (funciones trigonométricas) utilizados (1, 2, 3, y 4 armónicos respectivamente, de izquierda a derecha). Tomado de Kuhl y Giardina (1982).

Además lleve a cabo un análisis espectro-temporal para contrastarlo con los resultados obtenidos por el análisis de formas, comparando los diferentes sitios en cuanto a las variables: *rango de frecuencia de las notas, duración de las notas, tasa de canto, máximo número de notas e índice de frecuencia del canto.*

### **3.4. Ajuste de los cantos al Análisis Elíptico de Formas**

Leger y colaboradores (2000) observaron que cada individuo de esta especie presenta un canto altamente estereotipado, al cual le añaden variabilidad emitiendo versiones incompletas del canto (e.g. solo 10 o 15 de las 30 notas del canto patrón) y cambiando la frecuencia entre cantos adyacentes. Para adecuar los cantos para el AEF determiné el patrón de canto para cada individuo promediando el valor de la *frecuencia fundamental* y del *tiempo en el canto* para cada nota. Es decir, cada individuo fue representado por un único canto (que es en realidad el promedio de sus cantos) el cual fue usado en la comparación de la similitud con otros individuos. Estas aves cantan cantos largos o cortos con respecto al número de notas (discutido más abajo). En este análisis usé solamente los cantos largos de cada ave. Usé únicamente el promedio de la *frecuencia fundamental* y del *tiempo en el canto* para las primeras 13 notas para maximizar el número de individuos a 46. Las variables fueron usadas como coordenadas  $x$ ,  $y$  en el AEF. Cada individuo fue representado por un único canto promedio que fue comparado con el canto promedio de los otros individuos.

### **3.5. Análisis estadístico**

Realicé Análisis de Varianza Multivariado para comparar los cantos entre poblaciones tanto para los descriptores de Fourier como para el análisis espectro-temporal y estime visualmente la agrupación de los cantos para ambos análisis con un Análisis de Componentes Principales. También llevé a cabo un Análisis de Conglomerados con distancia Euclidiana y Análisis de Remuestreo (“Bootstrap”, 100 replicaciones) para calcular la robustez de los nodos individuales en el dendrograma y una correlación de Mantel para probar la relación entre la similitud del canto entre poblaciones y la distancia geográfica (5000 permutaciones). Los análisis los llevé a cabo en el programa PAST. Para determinar un parámetro con base al cual evaluar la semejanza de los diferentes segmentos del canto dentro de las poblaciones, determiné la desviación estándar de la max. frecuencia 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.

## **4. Resultados**

### **4.1. Variación geográfica del canto**

Utilicé solamente las poblaciones con más de cinco individuos grabados (TIR, BR1, BR2 y BR3) en los Análisis de Componentes Principales. En el Análisis de Componentes Principales en base a los análisis de formas de Fourier los dos primeros ejes explicaron 89.8% de la variación (PC1=63.6 %; PC2 =26.2%). EL gráfico de dispersión con los dos primeros ejes mostró tres grupos claros (Fig 5-A), dos de ellos consistieron de individuos de los sitios 2 y 3 del Braulio Carrillo respectivamente (BR2 y BR3) y el tercero incluyó individuos de dos distintas localidades (BR1 y CE). Los cantos fueron significativamente diferentes entre sitios según el análisis de formas de Fourier ( $F_{36/66} = 49.86$ ;  $p < 0.0001$ ) pero no difirieron según el análisis espectro-temporal ( $F_{15/81} = 1.62$ ;  $p = 0.085$ ). Las comparaciones individuales del análisis de formas mostraron una diferencia significativa entre todos los sitios. En el análisis espectro-temporal, los dos primeros ejes explicaron el 56.2% de la variación (PC1=35.0 %; PC2 =21.2%), el gráfico de dispersión no mostró una agrupación de los sitios (Fig 5-B).

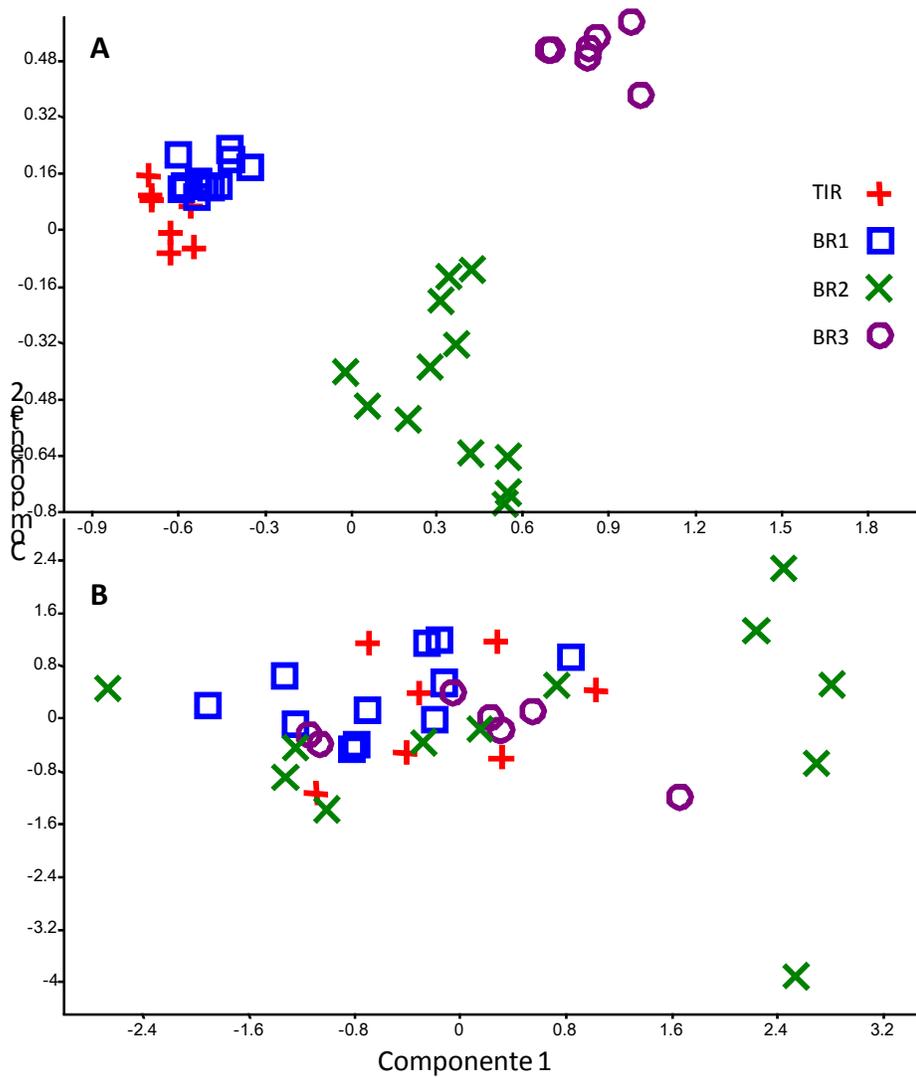


Fig 5. Distribución de los cantos de individuos de cuatro poblaciones de *M. philomela* en un espacio bidimensional definido por los dos primeros componentes principales según A) la posición relativa de las notas en el canto basado en el análisis de formas de Fourier y B) un análisis espectro-temporal en base a variables cuantitativas del canto. Reserva Biológica La Tirimbina (TIR) y tres sitios dentro del Parque Nacional Braulio Carrillo (BR1, BR2, BR3).

El Análisis de Conglomerados en base al análisis de formas distinguió cuatro agrupaciones principales que correspondieron con cada una de las cuatro poblaciones comparadas (Fig 6-A). Los nodos de los seis conglomerados principales fueron apoyados por altos valores de Remuestreo (>80% en todos los casos). Cuando comparé todos los sitios incluyendo aquellos con pocos individuos grabados el Análisis de Conglomerados mostró una agrupación separada para cada sitio excepto para los sitios LS y BR1 que formaron un mismo grupo (Fig. 6-B). No encontré una relación significativa entre la similitud de los cantos de las poblaciones y las distancias geográficas entre estas (prueba de Mantel:  $r = 0.53$ ,  $p = 0.13$ ).

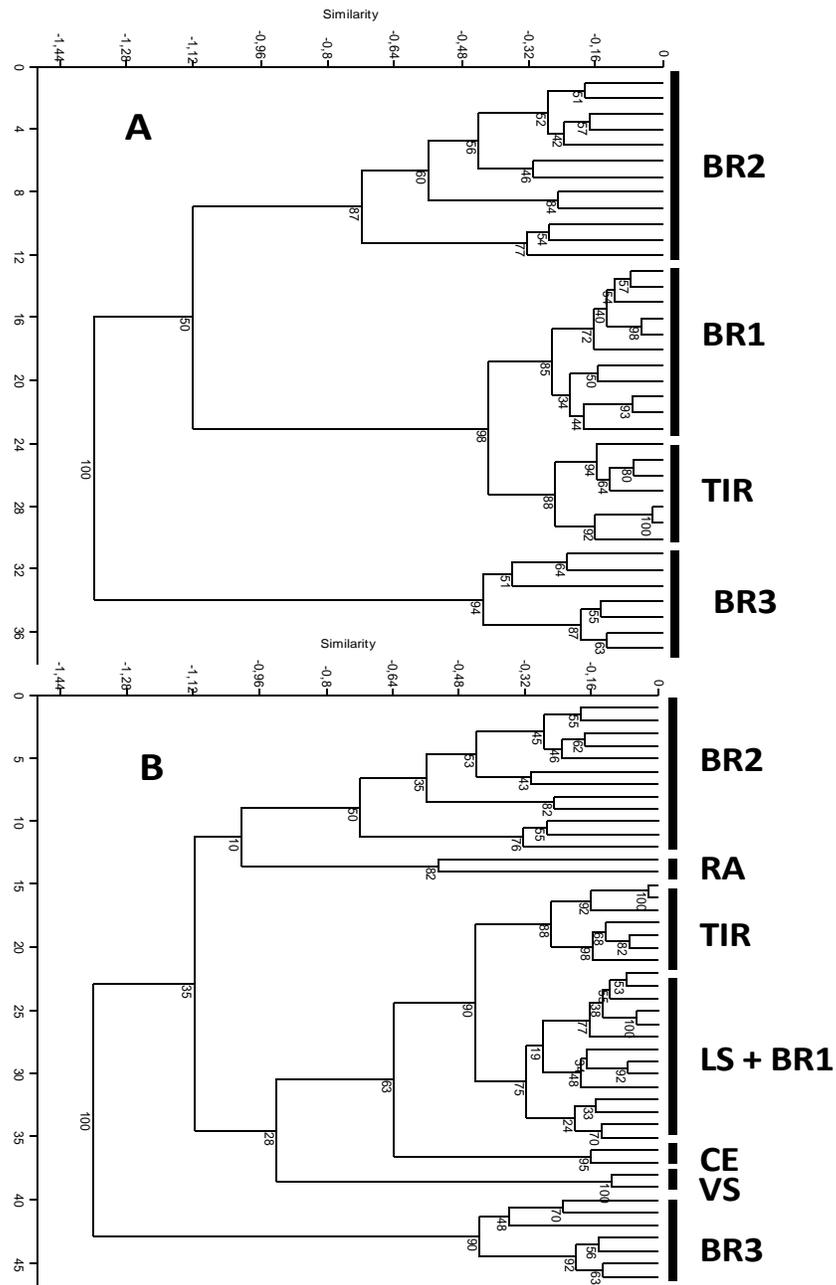


Fig 6. Análisis de Conglomerados del canto promedio de A) 37 individuos (cuatro sitios) y B) 46 individuos (ocho sitios) usando la distancia Euclidiana como medida de similitud. Reserva Biológica La Tirimbina (TIR); Estación El Ceibo del Parque Nacional Braulio Carrillo (CE); Reserva Raraavis (RA); Estación Biológica La Selva (LS); Virgen del Socorro (VS) y tres sitios dentro del Parque Nacional Braulio Carrillo (BR1, BR2, BR3).

#### 4.2. Versatilidad del canto

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 (Fig. 7). 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 fue positivamente correlacionado con el índice de frecuencia del canto (para los individuos con 6 o más cantos: promedio de  $r=0.56$ ;  $\max=86$ ;  $\min=31$ ; Fig 8) y la correlación fue significativa en tres de los cinco individuos analizados.

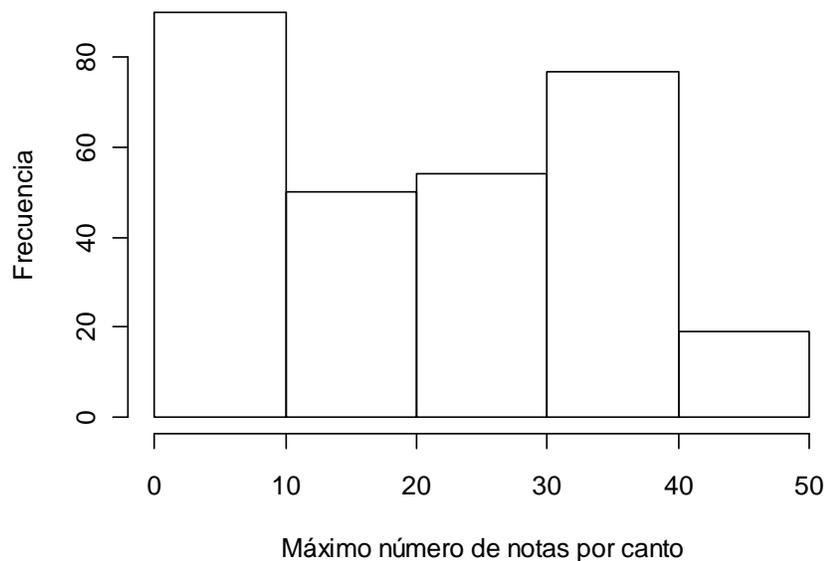


Fig 7. Distribución de frecuencias del número máximo de notas por canto. Se evaluaron 290 de 46 individuos de *M. philomela*.

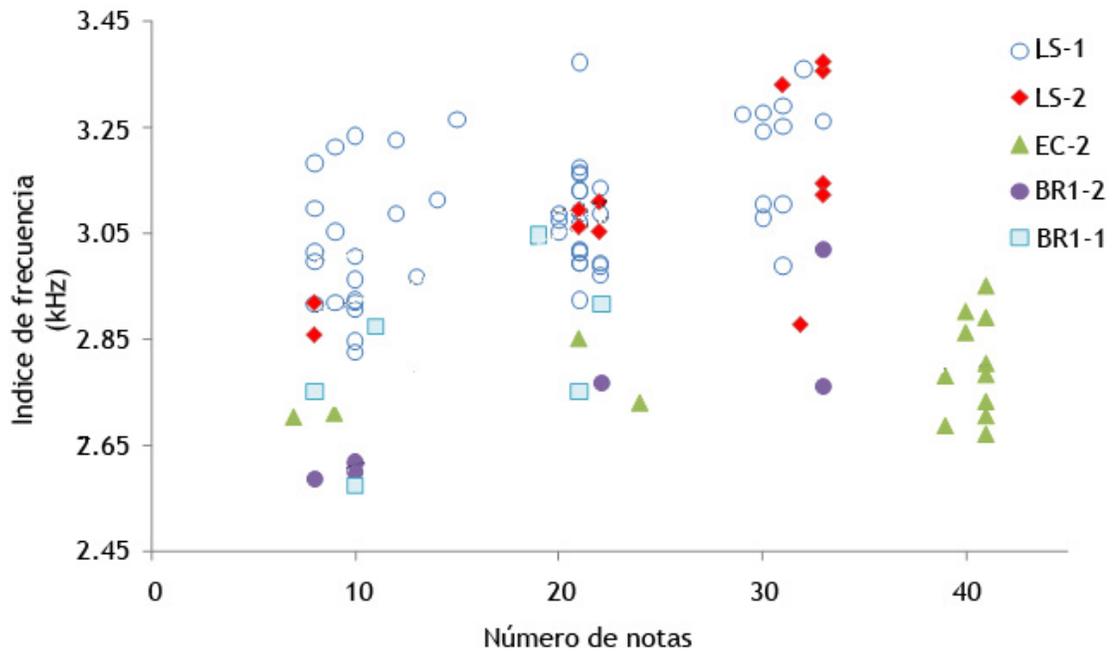


Fig 8. Correlaciones entre el número máximo de notas por canto y el índice de frecuencia del canto para los individuos con más de 6 cantos. Símbolos similares representan cantos pertenecientes al mismo individuo. Coeficientes de correlación de Pearson: LS-1= 0,47\*\*\*; LS-2= 0,66\*; EC-2= 0,31; BR1-2= 0,86\*; BR1-12= 0,52). El nivel de significancia se indica con asteriscos (\*\*\*= $<0.001$ ; \*\*= $<0.01$ ; \*= $<0.05$ ).

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. 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). 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 Hz). Este tercer segmento se asemeja en el arreglo de notas al primer segmento de sus respectivos cantos (Fig. 10) 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; Fig. 9).

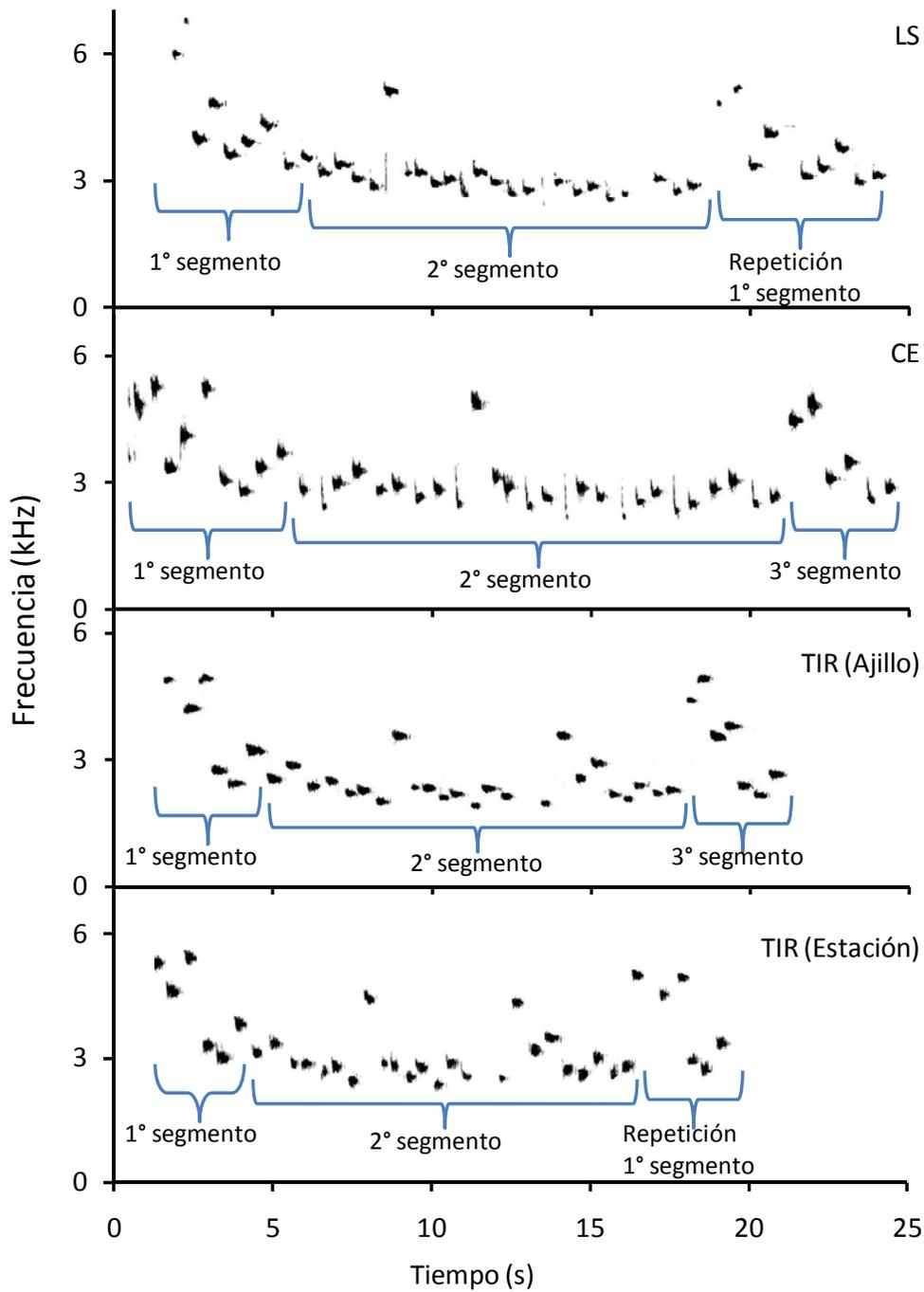


Fig 9. Espectrograma de los tipos de canto de tres sitios diferentes: La Selva (LS), El Ceibo (CE) y dos diferentes localidades en La Tirimbina (TIR; Ajillo y Estación). Para determinar un parámetro con base al cual evaluar la semejanza de los diferentes segmentos del canto dentro de las

poblaciones, determiné la desviación estándar de la max. frecuencia 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. El tipo de canto de La Selva tiene una repetición del primer segmento al final del canto al igual que dos sitios del Braulio (BR1 y 3, no mostrados en esta figura). Los tipos de canto de El Ceibo, Braulio Carrillo 2 (no mostrado) y del sector Ajillo de La Tirimbina tienen un tercer segmento del canto ligeramente diferente al primer segmento.

## **5. Discusión**

### **5.1. Variación geográfica del canto**

Encontré un tipo de canto predominante en cada uno de los 7 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 Trogloditidae. 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).

No encontré diferencias entre los sitios en cuanto al análisis espectro-temporal, lo que contrasta con las diferencias encontradas en el análisis del arreglo de notas (análisis de formas). Las

variables *rango de frecuencia* y *duración de las notas* caracterizan las notas o unidades que componen el canto. Las otras tres variables, *tasa de canto*, *máximo número de notas* e *índice de frecuencia* son características del canto como un todo. Estos resultados indican que las notas no varían su estructura entre los cantos locales (*rango de frecuencia* y *duración de las notas*), tampoco la forma en que estas unidades son organizadas temporalmente en el canto (*tasa de canto* y *máximo número de notas*) ni las frecuencias a las que son producidas (*índice de frecuencia*). En conjunto los resultados indican que los diferentes tipos de canto se “construyen” con base en las mismas subunidades o elementos, y los cantos tienen patrones temporales y número de unidades y frecuencias similares; solo difieren en el arreglo de las notas en el canto.

En una localidad dada todas las aves grabadas compartieron, aunque con pequeñas variaciones entre individuos, el mismo arreglo de notas en el canto, cuando se tomaron en cuenta las 13 primeras notas del 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. Se ha sugerido que la distribución espacial de los tipos de canto indica el tiempo en que las aves aprenden el canto (Thompson 1970). Bajo esta hipótesis en las especies que los juveniles aprenden el canto antes de dispersarse de su área natal y que mantienen su canto luego de la dispersión tendrían un traslape en la distribución espacial de los tipos de canto. Por otro lado, si los juveniles aprenden el canto de aves del sitio donde se establecieron luego de la dispersión, no habría ningún traslape entre tipos de canto. Los tipos de canto con este último tipo de distribución espacial han sido referidos como dialectos, cuya principal característica es la presencia de límites distinguibles entre las áreas de los tipos de canto. 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. Sin embargo sería necesaria una investigación que cubra los sitios no muestreados entre las poblaciones de este estudio y compruebe el flujo génico entre poblaciones para poder confirmar este patrón definitivamente.

## 5.2. Versatilidad del canto

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 y se dan en muchas otras especies de oscines (Lemon 1975, Horn et al. 1992, Kroodsma et al. 1995) aunque su función es aún poco entendida (revisado por Leger et al. 2000). La variación en el largo del canto ha sido reportada como respuesta a la reproducción (playback) de cantos de la propia especie 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). La función de la variación del canto a nivel individual permanecerá pendiente de ser demostrada en la especie de estudio.

## 5.3. Evolución cultural del canto

Los patrones de evolución cultural del canto que se han documentado más claramente han sido generados en trabajos donde se ha hecho un monitoreo del cambio de los cantos de las poblaciones a través del tiempo y un estudio detallado de los comportamientos que promueven el surgimiento y establecimiento de nuevas variantes del canto. Sin embargo en la ausencia de datos apropiados, ciertas características de la estructura de las variantes del canto así como de los patrones de variación intra e inter individual pueden -en algunos casos- sugerir los procesos que las originaron. En *M. philomela* los patrones de variación parecen explicar el mecanismo que produjo los arreglos de notas de los cantos actuales. La Tirimbina, El Ceibo y 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. Por otro lado, en tres poblaciones de *M. philomela* de Belice, Chiapas y Matagalpa encontramos ejemplos de tipos de canto formados por

repeticiones de segmentos en diferentes frecuencias (Fig. 10). 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 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 estas (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.

Se debe tener en cuenta que un mismo arreglo de notas puede generarse por una variedad infinita de diferentes procesos, a través de mecanismos como la omisión o adición de notas, la recombinación de arreglos o la producción de arreglos completamente nuevos. Por lo tanto el proceso que propongo es solo una posible explicación dentro de una amplio espectro de posibilidades.

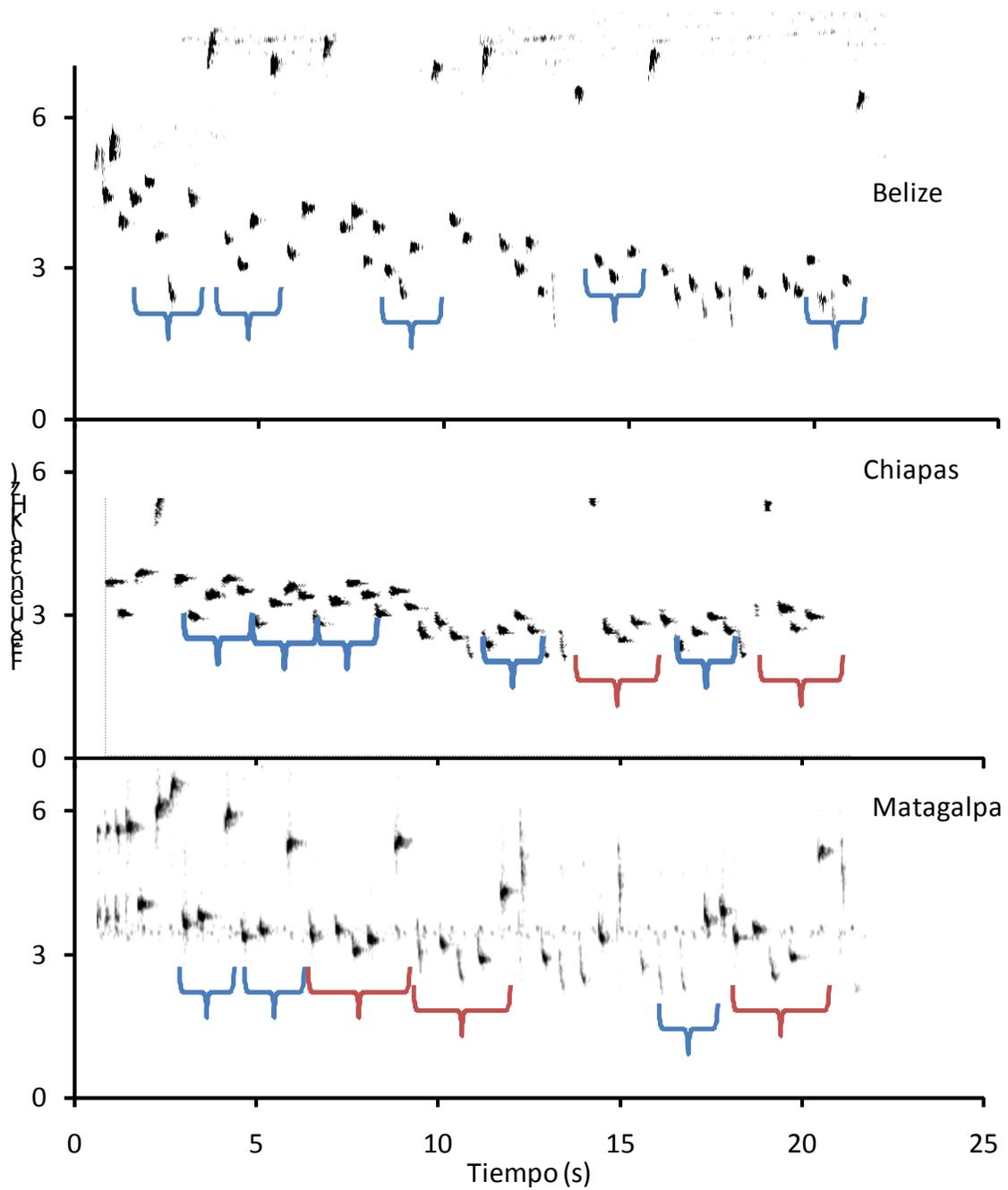


Fig 10. Espectrogramas de los tipos de canto de poblaciones de *M. philomela* de Belice (n=6), Chiapas (n=3) y Matagalpa (n=1). Los colores de las llaves indican segmentos del canto con un arreglo similar de notas.

## **6. Conclusión general**

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. Adicionalmente este estudio propone un nuevo método de análisis para cantos complejos. El presente trabajo constituye uno de los pocos intentos por describir los procesos de evolución cultural en aves Neotropicales de bosque maduro a una escala microgeográfica. La mayoría de estudios en este tópico han sido llevados a cabo en regiones templadas por lo que existe una gran falta de conocimiento sobre la diversidad de estos rasgos en la avifauna Neotropical (Nottebohm 1969, Kroodsma 1982, Kroodsma et al. 1996). La mayor variedad de hábitats y de especies así como de comportamientos sociales en el Neotrópico podrían deparar muchos nuevos hallazgos en este tópico. En este sentido los trabajos como el presente estudio constituyen un paso fundamental para entender la diversidad en el comportamiento vocal de las aves presentes en los trópicos y estimulan el desarrollo de estudios con prueba de hipótesis en este campo.

## 7. Literatura citada

- Ammer, F. K. y M. S. Capp. 1999. Song versatility and social context in the bobolink. *Condor* **101**:686-688.
- Andersson, M. 1994. Sexual selection Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Baker, M. C., T. K. Bjerke, H. Lampe, y Y. Espmark. 1986. Sexual response of female great tits to variation in size of males' song repertoires. *The American Naturalist* **128**:491-498.
- Baker, M. C. y M. A. Cunningham. 1985. The biology of bird-song dialects. *Behav. Brain Sci.* **8**:85-100.
- Barrowclough, G. F. 1980. Gene flow, effective population sizes, and genetic variance components in birds. *Evolution* **34**:789-798.
- Bohner, J. 1990. Early acquisition of song in the zebra finch, *taeniopygia guttata*. *Anim. Behav.* **39**:369-374.
- Brawn, J. D., T. M. Collins, M. Medina, y E. Bermingham. 1996. Associations between physical isolation and geographical variation within three species of neotropical birds. *Mol. Ecol.* **5**:33-46.
- Byers, B. E. y D. E. Kroodsmá. 2009. Female mate choice and songbird song repertoires. *Anim. Behav.* **77**:13-22.
- Catchpole, C. K. 1987. Bird song, sexual selection and female choice. *Trends Ecol. Evol.* **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* **125**:67-78.
- Gaunt, S. L. L., L. F. Baptista, J. E. Sanchez, y D. Hernandez. 1994. Song learning as evidenced from song sharing in two hummingbird species (*colibri coruscans* and *c. Thalassinus*). *Auk* **111**:87.
- Hammer, Ø., D. A. T. Harper, y P. D. Ryan. 2001. Past: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaentol. Elec.* **4**:9pp.
- Hardy, J. W. y D. J. Delaney. 1987. The vocalizations of the slender-billed wren (*hylorchilus sumichrasti*) who are its close relatives? *Auk* **104**:528-530.
- Heymann, J. y H. Bergmann. 1988. Incomplete song strophes in the chaffinch *fringilla coelebs*. *Bioacoustics* **1**.
- Hill, B. G. y M. R. Lein. 1987. Function of frequency-shifted songs of black capped chickadees. *Condor* **89**:914-915.

- Horn, A. G., M. L. Leonard, L. Ratcliffe, S. A. Shackleton, y R. G. Weisman. 1992. Frequency variation in songs of black-capped chickadees (*parus atricapillus*). *Auk* **109**:847-852.
- Hultsch, H. y D. Todt. 2004. Learning to sing. *en* Nature`s music, the science of birdsong. (H. Marler and H. Slabbekoorn, editores). Elsevier academic press EEUU pp 80-107
- Irwin, D. E. y H. L. Gibbs. 2009. Phylogeographic breaks without geographic barriers to gene flow. *Evolution* **56**:2383-2394.
- Jenkins, P. F. 1978. Cultural transmission of song patterns and dialect development in a free-living bird population. *Animal Behaviour* **26**:50-78.
- Kroodsma, D. 1982. Learning and the ontogeny of sounds signals in birds. *en* Acoustic communication in birds (D. Kroodsma and E. H. Miller, editores). Academic Press, INC, New York
- Kroodsma, D. 2004. Diversity and plasticity of birdsong. *en* Nature`s music, the science of birdsong. (H. Marler and H. Slabbekoorn, editores). Elsevier academic press EEUU pp 108-131
- Kroodsma, D. 2005. The singing life of birds: The art and science of listening to birdsong. Houghton Mifflin Company, New york.
- Kroodsma, D., J. M. E. Vieliard, y F. G. Stiles. 1996. Study of bird sound in the neotropics: Urgency and opportunity. *en* Ecology and evolution of acoustic communication in birds (D. E. Kroodsma and E. H. Miller, editores). Cornell University , Ithaca, NY
- 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. E., D. J. Albano, P. W. Houlihan, y J. A. Wells. 1995. Song development by black-capped chickadees (*parus atricapillus*) and carolina chickadees (*p. Carolinensis*). *Auk* **112**:29.
- Kroodsma, D. E., R. W. Woods, y E. A. Goodwin. 2002. Falkland island sedge wrens (*cistothorus platensis*) imitate rather than improvise large song repertoires. *Auk* **119**:523-528.
- Kuhl, F. P. y C. R. Giardina. 1982. Elliptic fourier features of a closed contour. *Comput. Graph. Imag. Proc* **18**:236-258.
- Lachlan, R. F. y M. R. Servedio. 2004. Song learning accelerates allopatric speciation. *Evolution* **58**:2049-2063.

- Lampe, H. M. y G.-P. Saetre. 1995. Female pied flycatchers prefer males with larger song repertoires. *Proc. Biol. Sci* **262**:163-167.
- Leger, D. W., K. E. Brooks, y J. E. O'Brien. 2000. Versatility from a single song: The case of the nightingale wren. *Auk* **117**:1038-1042.
- Lemon, E. R. 1975. How birds develop song dialects. *Condor* **77**:385-406.
- Lynch, A. 1996. Population memetics of bird song. *en Ecology and evolution of acoustic communication in birds* (D. E. Kroodsma and E. H. Miller, editores). Cornell University , Ithaca, NY
- Mann, N. I., K. A. Dingess, K. F. Barker, J. A. Graves, y P. J. B. Slater. 2009. A comparative study of song form and duetting in neotropical thryothorus wrens. *Behaviour* **146**:1-43.
- Marler, P. y S. Peters. 1987. A sensitive period for song acquisition in the song sparrow, *melospiza melodia*. A case of age-limited learning. *Ethology* **76**:89-100.
- McDonald, D. B. 2009. Microsatellite DNA evidence for gene flow in neotropical lek-mating long-tailed manakins *Condor* **105**:580-586.
- Moore, I. T., F. Bonier, y J. C. Wingfield. 2005. Reproductive asynchrony and population divergence between two tropical bird populations. *Behav. Ecol.* **16**:755-762.
- Morton, E. S., S. L. Gish, y M. Vandervoort. 1986. On the learning of degraded and undegraded songs in the carolina wren. *Anim. Behav.* **34**:815-820.
- Mundinger, P. C. 1980. Animal cultures and a general theory of cultural evolution. *Ethol. Sociobiol* **1**:183-223.
- Mundinger, P. C. 1982. Macrogeographic and microgeographic variation in acquired vocalization of birds. *en Acoustic communication in birds* (D. Kroodsma and E. H. Miller, editores). Academic Press, New York. 147-208
- Nelson, D. A., K. I. Hallberg, y J. A. Soha. 2004. Cultural evolution of puget sound white-crowned sparrow song dialects. *Ethology* **110**:879-908.
- Nelson, D. A., P. Marler, y A. Palleroni. 1995. A comparative approach to vocal learning: Intraspecific variation in the learning process. *Anim. Behav.* **50**:83-97.
- Nottebohm, F. 1969. Song of chingolo, *zonotrichia capensis*, in argentina- description and evaluation of a system of dialects. *Condor* **71**:299-&.
- 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. 1° edición. Firefly Books, New York.
- Price, J. J. 1998. Family- and sex-specific vocal traditions in a cooperatively breeding songbird. *Proc. Biol. Sci* **265**:497-502.
- Saranathan, V., D. Hamilton, G. V. N. Powell, D. E. Kroodsma, y R. O. Prum. 2007. Genetic evidence supports song learning in the three-wattled bellbird *procnias tricarunculata* (cotingidae). *Mol. Ecol.* **16**:3689-3702.
- Slud, P. 1958. Observations on the nightingale wren in costa rica. *Condor* **60**:243-251.
- Stiles, F. G. 1983. The taxonomy of microcerculus wrens (troglodytidae) in central america. *Wilson Bull.* **95**:169-182.
- Stiles, F. G. y A. F. Skutch. 1989. A guide to the birds of costa rica Cornell University Press. New York.
- Thompson, W. L. 1970. Song variation in a population of indigo buntings. *Auk* **87**:58-71.
- Tubaro, P. L. 1999. Bioacústica aplicada a la sistemática, conservación y manejo de poblaciones naturales de aves. *Etologia* **7**:19-32.
- Union, A. O. 1998. Checklist of north american birds, 7th ed. American ornithologists' union, washington, d.C.
- Vallet, E. y M. Kreutzer. 1995. Female canaries are sexually responsive to special song phrases. *Anim. Behav.* **49**:1603-1610.
- Vuilleumier, F. 2009. Birds of north america DK Publishing.
- Wiley, R. H. 2000. A new sense of the complexity of bird song. *Auk* **117**:861-868.
- Yasukawa, K., J. L. Blank, y C. B. Patterson. 1980. Song repertoires and sexual selection in the red-winged blackbird. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **7**:233-238.
- Zann, R. 1990. Song and call learning in wild zebra finches in south australia. *Anim. Behav.* **40**:811-828.