Universidad de Costa Rica
Facultad de Ciencias
Escuela de Biología

Plasticidad del canto del yigüirro *Turdus grayi* durante y entre épocas reproductivas sucesivas

Tesis sometida a la 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.

Luis Esteban Vargas Castro

Ciudad Universitaria Rodrigo Facio, Costa Rica
2013

MIEMBROS DEL TRIBUNAL

Dr. Gilbert Barrantes Montero _____
Director de Tesis

Dr. William Eberhard Cabtree _____
Integrante del Comité Asesor

Dr. Eric Fuchs Castillo _____
Integrante del Comité Asesor

Dr. Bernal Rodríguez Herrera _____
Miembro del Tribunal

Dr. Gustavo Gutiérrez Espeleta _____
Presidente del Tribunal

Luis Esteban Vargas Castro _____
Postulante

DEDICATORIA

A mis abuelos,
Luis y Virginia
A mis padres,
Rocío y Enrique
A mi familia.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a los miembros del Comité Asesor. A Gibi por ofrecerme la oportunidad de trabajar con él, facilitar equipo y compartir conocimientos e ideas de cómo funciona este complejo e interesante sistema de comunicación. A Bill por brindarme valiosos consejos sobre el estudio de comportamiento animal y hacer cuestionamientos detallados al escrito que fueron incorporando mejoras progresivamente. A Eric por su amable colaboración durante etapas previas de este manuscrito y entrenamiento en el uso de R. Gracias a todos por su valiosa contribución.

A Laura Strickman y Dean Hawthorne, por su ayuda para configurar el detector de vocalizaciones. A Greg Budney por compartir conocimientos y técnicas de grabación en el campo. A Jeff Woodman y Tim Burr por proveer equipo de grabación.

Al personal de la Escuela de Biología y la Vicerrectoría de Administración, especialmente la Oficina de Seguridad y Tránsito, por brindar apoyo logístico y ayudar con los permisos para realizar el estudio. Al CONICIT y la Vicerrectoría de Vida Estudiantil por brindar financiamiento para actividades relacionadas con el desarrollo de esta investigación.

A mis padres, Rocío y Enrique, y a mi tía Pilar, por el apoyo y motivación que me han brindado para seguir adelante y completar esta investigación.

A Natalie Sánchez por su colaboración en el trabajo de campo y apoyo desde el inicio del proyecto.

PREFACIO DEL AUTOR

Quisiera compartir las siguientes citas relacionadas con este tema de investigación:

"…(el yigüirro) músico con alas, que lo mismo entona su canción bajo el palacio del rico, como en el alero de la cabaña del pobre y que da vida a la sana paz de nuestros campos." Eliseo Gamboa, 1975. Proyecto de Ley para declarar al yigüirro como Símbolo Nacional de Costa Rica ante la Asamblea Legislativa.

"Describir el canto del yigüirro adecuadamente es una tarea más allá del poder de mi lapicero…el ave derrama tal cascada de líquida melodía, tan finamente modulada, tan ricamente variada, tan llena de sentimiento, sostenida por tanto tiempo, que deja al escucha sin palabras y con gran admiración. Y por lo tanto, no voy a intentar lo imposible." Alexander Skutch, 1960.

ÍNDICE GENERAL

Contenido Página

DEDICATORIA iii
AGRADECIMIENTOS iv
PREFACIO DEL AUTOR v
ÍNDICE GENERAL vi
ÍNDICE DE FIGURAS viii
ÍNDICE DE TABLAS ix
RESUMEN x
1. ESTADO DEL CONOCIMIENTO 1
1.1. Canto de *Turdus grayi* 4
2. OBJETIVOS 6
2.1. Objetivo general 6
2.2. Objetivos específicos 6
2.3. Hipótesis 7
2.4. Predicciones 7
2.5. Justificación 8
3. MÉTODOS 8
3.1. Sitio de estudio 8
3.2. Plasticidad del canto entre épocas reproductivas 9
3.3. Plasticidad del canto en una misma época reproductiva 10
3.4. Grabación y análisis de los cantos 11
3.5. Correlación de espectrogramas y análisis de escalado multidimensional 13
3.6. Análisis estadístico 14
4. RESULTADOS 15
4.1. Plasticidad del canto entre épocas reproductivas 15

Contenido Página

4.2. Plasticidad del canto en una misma época reproductiva 19
5. DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES 23
5.1. Plasticidad del canto entre épocas reproductivas 24
5.2. Plasticidad del canto en una misma época reproductiva 27
6. LITERATURA CITADA 30

ÍNDICE DE FIGURAS

Contenido Página

Figura 1. Espectrogramas de cantos de dos machos *Turdus grayi* en dos años consecutivos (2009-2010). 5

Figura 2. Espectrograma del canto de *Turdus grayi* que incluye sílabas de ambos grupos: silbidos y susurros. 6

Figura 3. Tamaño del repertorio de *Turdus grayi* según la cantidad de sílabas del canto grabadas. 10

Figura 4. Diagramas del análisis de escalado multidimensional de los repertorios de dos machos (2010) y espectrogramas del repertorio de cada macho. 16

Figura 5. Diagramas del análisis de escalado multidimensional del repertorio de un macho en dos épocas reproductivas combinadas (2010-2011). 17

Figura 6. Tamaño del repertorio de tipos de sílabas del canto según la edad mínima de machos *Turdus grayi* adultos durante las épocas reproductivas 2008-2011. 18

Figura 7. Proporción de cambio en la composición del repertorio de sílabas de machos *Turdus grayi* adultos según el cambio anual de edad mínima durante las épocas reproductivas 2008-2011. 18

Figura 8. Tamaño del repertorio acumulado de tipos de sílabas de ocho machos *Turdus grayi* adultos a través de las épocas reproductivas 2008-2011. 19

Figura 9. Diferencia de la proporción de uso de los tipos de sílabas del canto de *Turdus grayi* entre los periodos inicial y final de la época reproductiva 2009. 21

Figura 10. Dos casos de sílabas añadidas a los repertorios de dos machos *Turdus grayi* de dos años de edad mínima, que posiblemente constituyen casos de transformación gradual de un tipo de sílaba en otro. 22

Figura 11. Versiones de una sílaba similar en cuatro machos *Turdus grayi* adultos. 23

ÍNDICE DE TABLAS

Contenido Página

Tabla 1. Cantidad de sílabas del canto que fueron analizados para cada macho *Turdus grayi* según el año de la época reproductiva. 13

Tabla 2. Cantidad de tipos de sílabas que se mantuvieron en el canto según el número de épocas reproductivas en que estuvieron presentes en los repertorios de siete machos *Turdus grayi* adultos, durante los años 2008-2011. 20

RESUMEN

Las aves canoras tradicionalmente han sido clasificadas según el periodo sensitivo de aprendizaje del canto. Las especies de aprendizaje cerrado, o limitado por la edad, generalmente no son capaces de modificar su canto después de uno o pocos años de edad, mientras que las especies de aprendizaje abierto presentan gran plasticidad en los cantos como adultos. Estudios en el género *Turdus* sugirieron la posibilidad de que este grupo tuviera aprendizaje abierto, pero no contaron con un seguimiento prolongado de individuos o la edad de los machos era desconocida. Aquí, exploré los cantos de *T. grayi* a través de cuatro épocas reproductivas (2008-2011) para determinar si esta especie cuenta con la capacidad de modificar el repertorio como adultos y comprobar si existe plasticidad del canto en el género *Turdus*. Un total de 16263 sílabas fueron analizadas y agrupadas en 219 tipos de sílabas. Dos métodos de clasificación fueron utilizados: inspección visual y escalado multidimensional basado en correlaciones de espectrogramas. Se encontró que los machos adultos de *T. grayi* son capaces de modificar sus repertorios de sílabas entre y dentro de las épocas reproductivas. La plasticidad observada dentro de una misma época reproductiva podría ser producto de la imitación entre machos, sugiriendo aprendizaje en adultos de dos años de edad, pero no existe aún evidencia convincente al respecto. Además, las modificaciones de los repertorios entre periodos de una misma época reproductiva no parecen ser suficientes para explicar la alta tasa de reemplazo anual (promedio = 65%, rango = 41-95%) de sílabas de los repertorios. Es necesario un experimento donde se controle el ambiente acústico para determinar si la plasticidad del canto de *T. grayi* a largo plazo se debe a aprendizaje abierto o a la re-expresión de sílabas almacenadas en la memoria.

1. ESTADO DEL CONOCIMIENTO

La capacidad de aprender cantos o vocalizaciones a partir de interacciones sociales ha sido observada en tres órdenes de aves: Psittaciformes (loros), Apodiformes (colibríes) y Passeriformes (aves de percha) (Baptista y Schuchmann 1990, Gaunt et al. 1994, Farabaugh y Dooling 1996). El orden Passeriformes contiene a los suboscines y los oscines. En general, los primeros no son capaces de aprender vocalizaciones, aunque se han reportado excepciones como *Procnias tricarunculata* (Saranathan et al. 2007). En cambio, los oscines o aves cantoras aprenden su canto a partir de los cantos emitidos por adultos con-específicos (Marler 1970). Usualmente sólo los machos cantan, con el fin de atraer parejas y defender territorios durante la época reproductiva (Krebs et al. 1978, McGregor y Krebs 1982, Catchpole y Slater 1995).

El proceso de aprendizaje del canto en los oscines varía entre especies, pero en todos los casos involucra dos fases generales: la memorización; y el ensayo (Kroodsma 1982, Brenowitz y Beecher 2005, Sung y Park 2005). La fase de memorización abarca un periodo sensitivo al aprendizaje de cantos con-específicos cuyo inicio y duración depende de la especie (Marler y Peters 1982, Beecher y Burt 2004). En la fase de ensayo las aves aprenden a ajustar el sonido que emiten con base en el patrón de canto previamente memorizado a través de retroalimentación auditiva (Brenowitz y Beecher 2005, Sung y Park 2005).

La variación de este sistema de aprendizaje ha sido utilizada para clasificar las aves cantoras en especies de aprendizaje cerrado o aprendizaje abierto. En las primeras, ocurre un proceso denominado cristalización. Antes de la cristalización el canto es altamente variable durante la fase de ensayo, pero conforme avanza el tiempo esta variabilidad se reduce hasta que el ave sólo emite cantos altamente estereotipados o ‘cristalizados’ (Marler 1970). La cristalización generalmente sucede durante el primer año de vida y después de este punto el ave no es capaz de memorizar nuevos cantos (Marler y Peters 1982, Catchpole y Slater 1995). Por esta razón, el proceso de aprendizaje cerrado también se

conoce como aprendizaje limitado por la edad. En contraste, otros oscines han sido catalogados como especies de aprendizaje abierto (Brenowitz y Beecher 2005). Debido a la plasticidad observada en los cantos de individuos adultos, se cree que estas especies son capaces de seguir aprendiendo y modificando el canto a través de los años (Espmark y Lampe 1993, Mountjoy y Lemon 1995, Nottebohm 2004). Esta clasificación se basa en dos extremos del periodo de aprendizaje, sin embargo los detalles de este proceso dependen de cada especie e incluso se ha sugerido que la diferencia entre especies de aprendizaje cerrado y abierto es más de carácter cuantitativo, respecto al grado de plasticidad en adultos, que cualitativo en base a la presencia o ausencia de plasticidad (Brenowitz y Beecher 2005).

El conjunto de diferentes tipos de cantos que un ave posee es denominado 'repertorio'. Debido a que el repertorio se adquiere a partir de interacciones sociales, diferentes tipos de cantos pueden originarse, dispersarse, extinguirse o modificarse en las poblaciones de una forma dinámica a través del tiempo (Lynch 1996, Payne 1996). Así, los adultos de algunas especies pueden cambiar la composición del repertorio durante una misma época reproductiva (Espmark y Lampe 1993, Nicholson et al. 2007) o entre épocas reproductivas a lo largo de los años (Sorjonen 1987, Leitner et al. 2001); en algunos casos, incrementando la complejidad del repertorio al añadir nuevos componentes a través del tiempo.

El género *Turdus* parece tener aprendizaje abierto. Aunque son aves reconocidas por sus elaborados cantos con trinos y silbidos de frecuencia modulada, poco se conoce respecto a la capacidad de aprendizaje y plasticidad del canto en este grupo. Se ha sugerido que *T. migratorius* y *T. merula* podrían modificar su repertorio vocal como adultos, al menos durante su primera época reproductiva o a un año de edad (Rasmussen y Dabelsteen 2002, Johnson 2006). Rasmussen y Dabelsteen (2002) observaron cambios en la pendiente de la curva de acumulación de cantos nuevos en *T. merula* y mencionaron que podía ser producto del aprendizaje de cantos durante el periodo de muestreo. Sin embargo, este periodo solamente comprendía entre 1 a 9 días, y cuestionaron esta observación como

evidencia de aprendizaje vocal proponiendo que más probablemente era resultado del patrón de uso de los diferentes cantos del repertorio.

Por otro lado, Johnson (2006) crió pichones de *T. migratorius* hasta su primera época reproductiva y notó que algunos imitaron elementos del canto de otros machos presentes en el experimento. Debido a que estos individuos no comenzaron a cantar hasta que maduraron sexualmente (alcanzaron 1 año de edad), él demostró que esta especie tenía la capacidad de aprender componentes del canto aún durante su primera época reproductiva, o inicios del segundo año de edad. En el campo, Johnson (2006) también notó que dos machos transformaron gradualmente la estructura acústica de un elemento de sus repertorios. En uno de estos casos, la transformación resultó en un elemento de mayor semejanza con un elemento de los repertorios de otros tres individuos de la población, compartiendo así este componente del canto hacia el final de la época reproductiva. En otras especies se ha observado que adultos jóvenes modifican el repertorio durante la primera época reproductiva para así compartir componentes del canto con vecinos cercanos a su territorio (DeWolfe et al. 1989, Payne y Payne 1997, Nordby et al. 2001, Kipper y Kiefer 2010). Johnson (2006) no pudo distinguir si esta capacidad estaba o no limitada a la primera época reproductiva en *T. migratorius*, pues la edad de estos individuos era desconocida.

Los estudios de Rasmussen y Dabelsteen (2002) y Johnson (2006) mencionan la posibilidad de que haya plasticidad del canto en adultos, o inclusive aprendizaje abierto, en aves del género *Turdus*. Faltan estudios con un seguimiento prolongado de individuos específicos durante y entre épocas reproductivas sucesivas para determinar si la capacidad de modificar el canto está limitada a la primera época reproductiva o si se producen cambios en los repertorios de adultos de mayor edad.

En este estudio analizaré la plasticidad del canto de los machos adultos de *Turdus grayi*. Los objetivos son determinar si el tamaño y la composición del repertorio del canto varía a) entre épocas reproductivas sucesivas en individuos de 1 a 4 años de edad y b) a través de una misma época reproductiva en individuos de 2 años de edad. También

discutiré las implicaciones de la plasticidad en relación al proceso de aprendizaje del comportamiento vocal, enfocándome en los oscines o aves cantoras.

1.1. Canto de *Turdus grayi*

Los cantos de *T. grayi* están compuestos de secuencias de sílabas separadas por intervalos ≥ 1s. Las sílabas son la unidad estructural del canto. Cada sílaba es una vocalización continua o un pequeño grupo de vocalizaciones, con una duración promedio de 0.26 s y separadas entre sí por intervalos de silencio equivalentes (Fig. 1). El número de sílabas por canto es muy variable, desde una o pocas sílabas hasta más de 100 sílabas. Las sílabas también son la unidad de imitación, ya que los machos comparten sílabas del canto con otros machos de territorios vecinos en la misma población (Vargas-Castro et al. 2012), pero no se ha observado que compartan cantos completos. Por esta razón, para medir el tamaño del repertorio es más adecuado clasificar y contar los diferentes tipos de sílabas en vez de los tipos de cantos. Este procedimiento ha sido utilizado en otras especies con una dinámica de canto similar (Gil y Slater 2000). Así, para efectos de esta investigación, 'repertorio' se referirá al conjunto de diferentes tipos de sílabas que posee el canto de un individuo.

Existen dos grupos de sílabas en el canto de *T. grayi*: los silbidos y los susurros (o sílabas leves). Los silbidos abarcan cerca del 97% de las sílabas emitidas cuando los machos cantan de manera espontánea (Vargas-Castro et al. 2012). Los susurros son emitidos a menor amplitud y poseen una estructura acústica con mayor variación de frecuencia que los silbidos (Fig. 2). En otras especies, vocalizaciones comparables a los susurros son utilizadas en sesiones de 'canto leve' durante interacciones de corta distancia en contextos agresivos, de cortejo o ambos (Dabelsteen et al. 1998, Searcy y Beecher 2009). Ya que los silbidos no requieren estos contextos de comportamiento específicos, son más abundantes y de estructura acústica relativamente más simple, lo que facilita su

obtención y clasificación, en este estudio utilicé únicamente las sílabas tipo silbidos; de aquí en adelante denominadas simplemente ‘sílabas’.

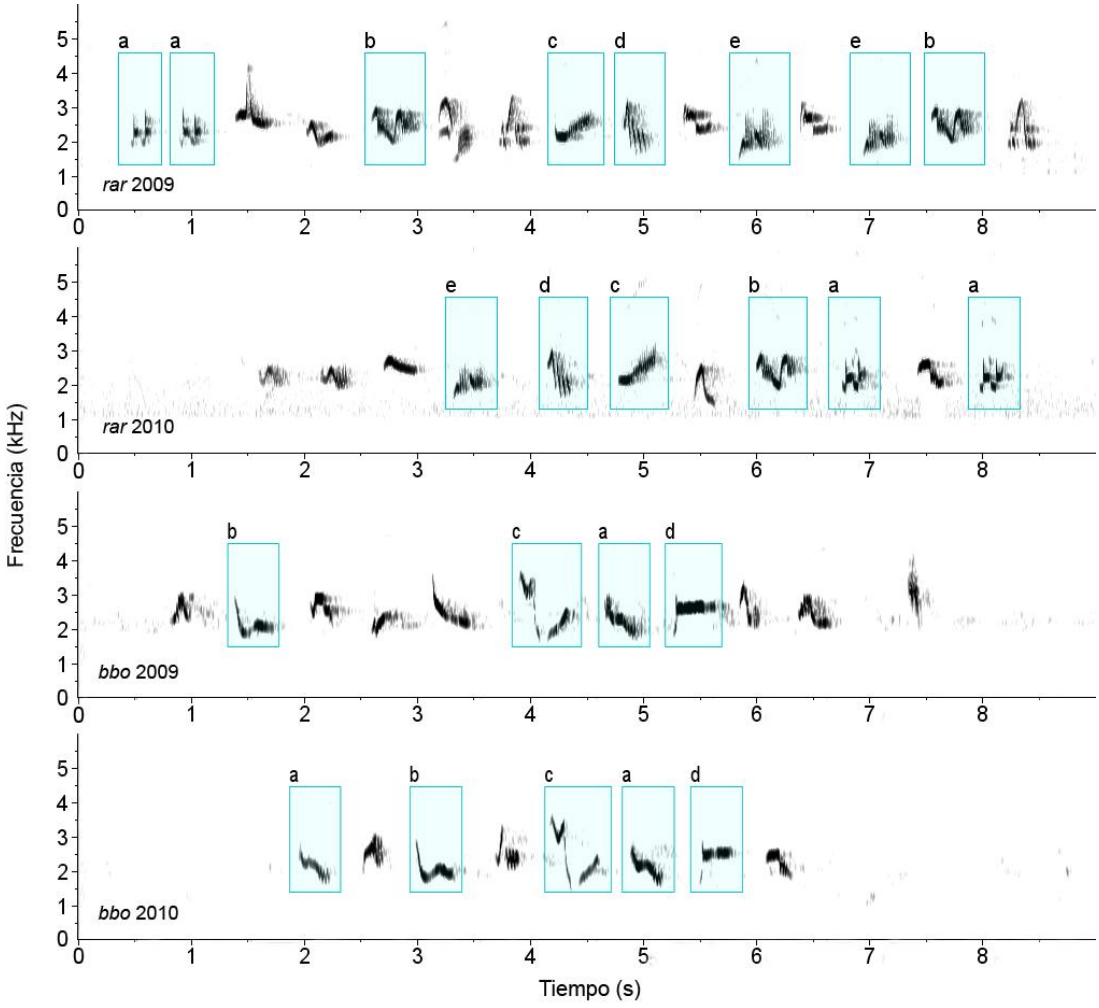

Fig. 1. Espectrogramas de cantos de dos machos *Turdus grayi* (‘rar’ y ‘bbo’) en dos años consecutivos (2009-2010). Estos cantos están compuestos de 15, 11, 11 y 8 sílabas (arriba-abajo). Las sílabas marcadas con la misma letra señalan tipos de sílabas presentes en el repertorio durante ambos años para cada macho. Campus UCR, San José, Costa Rica.

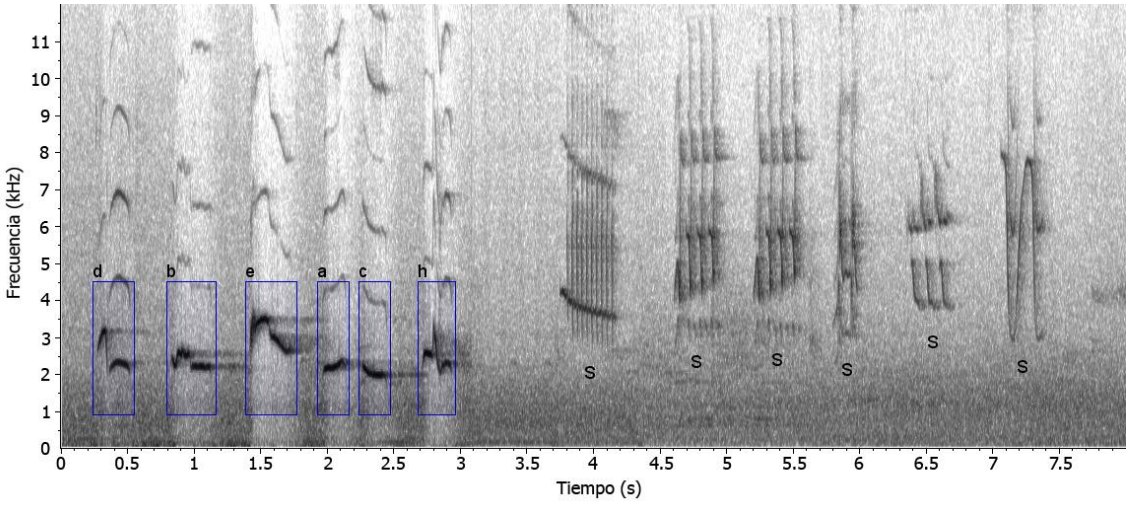

Fig. 2. Espectrograma del canto de *Turdus grayi* que incluye sílabas de ambos grupos: seis silbidos (izquierda) marcados con letras minúsculas (a-e, h) y seis susurros (derecha) marcados con la letra 'S' en la parte inferior. La intensidad del color indica la amplitud del sonido, de manera que sonidos con más volumen se observan más oscuros. Los silbidos tienen mayor amplitud y una estructura acústica relativamente más simple que los susurros. Campus UCR, San José, Costa Rica, 2009.

2. OBJETIVOS

2.1. Objetivo general

Determinar la plasticidad del canto en machos *Turdus grayi* adultos durante y entre épocas reproductivas mediante un análisis cualitativo y cuantitativo de las sílabas del canto.

2.2. Objetivos específicos

A) Determinar si el tamaño y la composición del repertorio de sílabas del canto de machos *Turdus grayi* varía entre épocas reproductivas sucesivas en individuos de 1 a 4 años de edad.
B) Determinar si el tamaño y la composición del repertorio de sílabas del canto de machos *Turdus grayi* varía entre periodos de una misma época reproductiva en individuos de 2 años de edad.

2.3. Hipótesis

La composición estructural y temporal del canto de *Turdus grayi* podría cambiar durante la época reproductiva debido a que en diferentes etapas de la época reproductiva ocurren interacciones macho-macho y macho-hembra distintas que podrían influir en el comportamiento vocal de los machos. Entre estas interacciones están la búsqueda activa y defensa de un territorio, la atracción de parejas y la búsqueda de cópulas extra-pareja. Estas interacciones sociales pueden ejercer diferentes presiones selectivas sobre la conducta temporal o estructural del canto de los machos, abriendo la posibilidad de que el individuo sea capaz de adaptar su comportamiento vocal de manera que maximice su éxito reproductivo. La plasticidad del canto reflejaría este ajuste del comportamiento vocal.

2.4. Predicciones

Si los machos *Turdus grayi* adultos modifican su repertorio en respuesta a interacciones sociales y esta capacidad no está limitada sólo al primer año de vida, se esperan que el tamaño y la composición del repertorio de sílabas del canto presenten cambios en individuos de hasta 3 y 4 años de edad entre una época reproductiva y la siguiente. Así mismo, se espera que el tamaño y la composición del repertorio no sean constantes a través de los periodos de una misma época reproductiva en individuos de 2 años de edad mínima.

2.5. Justificación

Este estudio es una exploración de la plasticidad del canto en machos *Turdus grayi* adultos, hasta de 4 años de edad mínima. Los resultados de este estudio serán una pieza clave para comprender mejor si la capacidad de modificar el repertorio vocal de esta especie está limitada o no por la edad del individuo. Se ha sugerido que individuos adultos de otras dos especies de *Turdus* podrían tener la capacidad de modificar su repertorio a través del tiempo (Rasmussen y Dabelsteen 2002, Johnson 2006). Sin embargo esto aún se desconoce ya que no existe un estudio que haya dado seguimiento prolongado a individuos particulares durante varios años. Esta investigación permitirá comprender mejor el desarrollo del comportamiento vocal asociado a la época reproductiva de *T. grayi* y determinar si hay plasticidad vocal en el género *Turdus.* En términos generales, este estudio incrementará el conocimiento científico respecto a la evolución de los sistemas de comunicación vocal en aves.

3. MÉTODOS

3.1. Sitio de estudio

Realicé esta investigación en el Campus de la Universidad de Costa Rica (UCR), sede Rodrigo Facio, en San Pedro de Montes de Oca, San José, Costa Rica (09°56’11’’ N y 84°02’57’’ O; 1200 m snm). El Campus de la UCR está compuesto de varios edificios dispersos entre jardines, zonas amplias de pasto, arboledas y bambú. La quebrada ‘Los Negritos’ atraviesa el Campus Universitario. Hay dos parches de bosque secundario de 1 y 0.5 ha, los cuales corresponden a la Reserva Ecológica Leonel Oviedo y el Jardín Botánico Orozco respectivamente.

3.2. Plasticidad del canto entre épocas reproductivas sucesivas

La época reproductiva de *Turdus grayi* abarca de marzo a junio en este sitio de estudio. Realicé la investigación durante cuatro épocas reproductivas entre los años 2008 al 2011. Analicé ocho machos en total, los cuales fueron marcados con un código único. Debido a que la edad de cada macho adulto era desconocida, en el año 2008 asigné a todos los individuos una edad mínima de 1 año (primera época reproductiva). Este método de asignación de edad mínima ha sido utilizado en otros estudios de campo longitudinales (Gil et al. 2001, Nicholson et al. 2007). Analicé los cantos de tres machos por cuatro años consecutivos, dos machos por tres años sucesivos y otros dos machos por dos años consecutivos. A uno de los machos sólo lo grabé en el 2009 y lo incluí en el análisis de plasticidad durante una misma época reproductiva (ver abajo).

Para cada macho grabé al menos 350-400 sílabas del canto espontáneo entre el 21 de marzo al 11 de mayo de cada año respectivo. Seleccioné este periodo para controlar por posible plasticidad vocal dentro de un mismo año al comparar entre épocas reproductivas sucesivas. Curvas de acumulación de nuevos tipos de sílabas (determinados con criterios descritos más adelante) han demostrado que el repertorio completo de esta especie puede ser detectado al clasificar 350-400 sílabas del canto (Fig. 3). Para un macho en el 2008 sólo se obtuvieron 272 sílabas, pero ya que la curva de acumulación de sílabas nuevas de este individuo rápidamente alcanzó la asíntota y el rango de sílabas establecido aquí es más bien conservador (Fig. 3), se consideró que se logró detectar el repertorio completo. Los cantos fueron grabados principalmente entre las 0400-0600h, pero también se utilizaron grabaciones realizadas en otras horas.

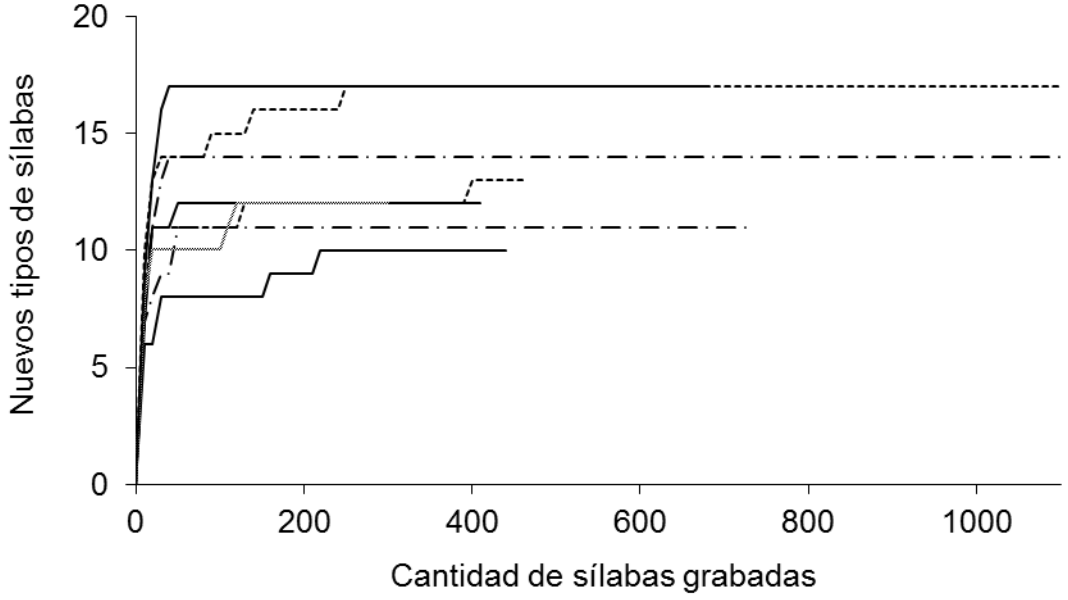

Fig. 3. Tamaño del repertorio de *Turdus grayi* según la cantidad de sílabas del canto grabadas. Cada línea representa uno de ocho machos durante la época reproductiva 2008, Costa Rica. Nótese cómo la totalidad de los repertorios, con excepción de uno de los machos, se detectó a partir de 350-400 sílabas grabadas.

3.3. Plasticidad del canto en una misma época reproductiva

En el año 2009 analicé el canto de seis individuos durante un periodo más extenso para examinar la plasticidad del repertorio a través de la época reproductiva en machos de 2 años de edad. Para este análisis utilicé las primeras grabaciones disponibles para clasificar al menos 400 sílabas de canto espontáneo y detectar el repertorio completo de cada macho. Luego, analicé grabaciones de cantos realizadas en fechas posteriores al 26 de abril hasta clasificar al menos 400 sílabas adicionales. Así, el intervalo de tiempo para esta época reproductiva en particular abarcó desde 21 de marzo hasta el 31 de mayo, y fue dividido en 2 periodos de aproximadamente 5 semanas cada uno. Examiné la composición de los repertorios en ambos periodos para registrar posibles modificaciones como la

adición o eliminación de tipos de sílabas durante la época reproductiva. La adición o eliminación de tipos de sílabas representan plasticidad vocal en términos cualitativos. Además, medí la plasticidad del canto en términos cuantitativos, es decir aquella que no está asociada a cambios en la composición del repertorio. Para medir este segundo tipo de plasticidad registré la frecuencia de uso de cada tipo de sílaba durante el periodo inicial y examiné si la frecuencia varió o no hacia el final de la época reproductiva.

3.4. Grabación y análisis de los cantos

En el año 2008 usé una grabadora análoga Sony M-635VK y posteriormente digitalicé las grabaciones con el programa Adobe Audition 1.0 (Adobe Systems, Inc., San Jose, CA, EUA) para producir archivos de sonido descomprimido. En los años 2009 y 2010 utilicé una grabadora digital Olympus LS-10, mientras que en el 2011 usé una grabadora digital Marantz PMD661. Durante los cuatro años utilicé un micrófono semi-direccional Sennheiser ME66/K6. Almacené todos los archivos en formato *.wav*, con una tasa de muestreo de 44.1 kHz y una resolución de 16 bits. Diferencias del equipo usado a través de los años no afectaron los resultados del estudio, pues la calidad de las grabaciones obtenidas fue suficiente en todos los casos para cumplir con los objetivos de esta investigación.

Analicé los espectrogramas de las grabaciones empleando el programa Raven Pro 1.4 (Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, NY, EUA). Generé espectrogramas con ventana tipo Hann a 700 muestras y un tamaño de Transformada Discreta de Fourier (DFT) de 2048 muestras con un traslape temporal del 75%. Al comenzar el análisis de cada grabación utilicé la función ‘detector de energía limitada por banda’ del programa Raven Pro 1.4, utilizando parámetros específicos para detectar automáticamente las vocalizaciones de *T. grayi* presentes en la grabación.

Los espectrogramas de las grabaciones fueron inspeccionados visualmente para identificar todos los tipos de sílabas presentes en los cantos de cada individuo. Cada tipo

de sílaba se observa como una figura con un patrón frecuencia-tiempo particular en los espectrogramas (Fig. 1). Un procedimiento similar ha sido utilizado en otros estudios para clasificar vocalizaciones de aves (Molles y Vehrencamp 1999, Rasmussen y Dabelsteen 2002, Nicholson et al. 2007, Vargas-Castro et al. 2012). La validez de esta clasificación visual se confirmó mediante un análisis de escalado multidimensional no métrico (Nowicki y Nelson 1990) (ver adelante).

Todas las sílabas fueron evaluadas por dos observadores independientes para detectar cuáles sílabas estaban presentes en más de una época reproductiva. La concordancia del juicio de ambos observadores al clasificar tipos de sílabas como iguales o diferentes en repertorios de un mismo macho en años distintos fue casi perfecta, coincidiendo en el 99.7% de todas las posibles comparaciones. Los pocos casos discrepantes (20/6091) fueron reevaluados hasta llegar a un acuerdo entre ambos observadores.

Para determinar la plasticidad del canto a través de los años medí la proporción de cambio en la composición del repertorio de cada individuo entre épocas reproductivas utilizando el índice: $1 - (2N_s/(R_1+R_2))$, en donde N_s es el número de tipos de sílabas que están presentes en el repertorio de dos épocas reproductivas sucesivas, mientras que R_1 y R_2 son el tamaño del repertorio del individuo en cada una de esas épocas reproductivas. La parte negativa de esta fórmula se ha empleado anteriormente para calcular la proporción compartida del repertorio entre dos individuos (McGregor y Krebs 1982, Kipper et al. 2004, Eriksen et al. 2011), pero en este estudio la usé para analizar la proporción de similitud del repertorio dentro de cada individuo en dos intervalos de tiempo. Al sustraer esta parte de 1, obtuve la proporción de cambio en la composición del repertorio entre épocas reproductivas. El índice da valores entre 0 y 1, con 0 indicando repertorios idénticos y 1 indicando un cambio total en la composición del repertorio. Este índice toma en cuenta posibles cambios en el tamaño del repertorio.

Considerando ocho machos y cuatro épocas reproductivas analicé un total de 16263 sílabas, de las cuales 12945 sílabas fueron usadas en el análisis de plasticidad entre épocas

reproductivas sucesivas (Tabla 1). En promedio 563 ± 153 (D.E.) sílabas por macho por época reproductiva fueron clasificadas. El análisis de plasticidad de cantos durante la época reproductiva en el año 2009 incluyó 3318 sílabas adicionales que fueron grabadas durante el periodo final, con un promedio de 553 ± 122 (D.E.) sílabas por macho.

Tabla 1. Cantidad de sílabas del canto que fueron analizados para cada macho *Turdus grayi* según el año de la época reproductiva, Campus UCR, San José, Costa Rica

Individuo	2008	2009		2010	2011	Total
		Inicio	Final*			
oav	--	443	418	--	--	861
eco	--	783	--	779	--	1562
aro	--	424	--	683	--	1107
gua	272	521	465	632	--	1890
rar	435	448	461	547	--	1891
pal	711	602	594	425	360	2692
pan	422	773	715	771	566	3247
bbo	667	680	665	613	388	3013
Total	2507	4674	3318	4450	1314	16263

* Periodo final incluye sólo grabaciones posteriores al 26 de abril, 2009.

3.5. Correlación de espectrogramas y análisis de escalado multidimensional

Para realizar el análisis de escalado multidimensional no métrico, primero se seleccionaron tres ejemplos de cada tipo de sílaba del repertorio de un individuo dado y se calcularon los valores de correlación de espectrogramas entre todos estos sonidos usando el programa Raven Pro 1.4. Se utilizaron espectrogramas con ventana tipo Hann a 700

muestras y un tamaño de Transformada Discreta de Fourier (DFT) de 1024 muestras con un traslape temporal del 50%. Se seleccionaron las opciones 'normalizar' y 'poder linear'; también se usó un filtro de paso de banda de 1000-4500 Hz para eliminar efectos de ruido de fondo fuera del rango de frecuencia del canto de *T. grayi*. Este proceso generó una matriz cuadrada de correlaciones de espectrogramas, de dimensiones iguales al número de archivos de sonido. Esta matriz fue importada al programa R versión 2.14.0 (R Development Core Team, Vienna, Austria). El valor de cada celda de la matriz de correlaciones se substrajo de 1 para convertirla en una matriz de disimilitud. Realicé el análisis de escalado multidimensional no métrico utilizando el paquete MASS en R, y resolviendo para dos dimensiones. Esta técnica permitió evaluar la agrupación o dispersión de los ejemplos de cada tipo de sílaba en un espacio geométrico bidimensional de acuerdo a las diferencias en su estructura acústica. Este análisis se realizó de forma independiente para el repertorio de cada macho en cada año respectivo. También fue utilizado para reevaluar los casos en que hubo discrepancia entre el juicio de observadores respecto a la clasificación de tipos de sílabas dentro un mismo macho en años distintos.

3.6. Análisis estadístico

Analicé la variación del tamaño del repertorio dentro de individuos según la edad mediante una prueba de Friedman. Para este análisis utilicé datos de cinco individuos durante tres épocas reproductivas (2008-2010) para obtener un modelo balanceado. Además, calculé una correlación de Pearson entre el número de épocas reproductivas que los machos fueron muestreados y el tamaño del repertorio acumulado para determinar si existía un asociación entre ambas variables. Para determinar si la frecuencia de uso de los tipos de sílabas era similar entre el inicio y el final de la época reproductiva 2009, realicé pruebas de chi cuadrado de bondad de ajuste para cada individuo, utilizando todas las sílabas del repertorio inicial. Todas las pruebas usadas son de dos colas; las pruebas no paramétricas se usaron en caso de no cumplirse los supuestos de normalidad y

homogeneidad de varianza (Zar 1996). Todas las pruebas estadísticas fueron realizadas usando el programa R versión 2.14.0 (R Development Core Team, Vienna, Austria).

7. RESULTADOS

La clasificación visual de tipos de sílabas coincidió ampliamente con la agrupación de sonidos mediante el análisis de escalado multidimensional (Fig. 4,5). Sin embargo, en algunos pocos casos los ejemplos pertenecientes a los mismos tipos de sílabas no formaron grupos completamente independientes en el diagrama de dos dimensiones (Fig. 4).

7.1. Plasticidad del canto entre épocas reproductivas sucesivas

Considerando las cuatro épocas reproductivas, 12945 sílabas fueron agrupadas en 219 tipos de sílabas diferentes. A pesar de ligeras variaciones en el tamaño del repertorio de los individuos conforme se incrementa la edad, el tamaño del repertorio fue similar a través de los años (Prueba de Friedman, $X^2 = 0.875$, gl = 2, p = 0.64) (Fig. 6). Sin embargo, la composición de tipos de sílabas de los repertorios cambió en promedio un 65% (Rango = 41-95%, n = 7 machos, datos dentro de machos fueron promediados) entre un año dado y el siguiente (Fig. 7). Detecté cambios en la composición del repertorio inclusive en individuos que alcanzaron una edad mínima de 4 años.

Estos cambios anuales en el repertorio resultaron de la inclusión de nuevos tipos de sílabas que reemplazaron a otros. La combinación de estos cambios formó un ‘repertorio acumulado’ a través de las épocas reproductivas. De esta forma, conforme más épocas reproductivas fueron analizadas de un individuo dado, mayor fue el tamaño del repertorio acumulado detectado (r = 0.74, n = 8, p = 0.036) (Fig. 8).

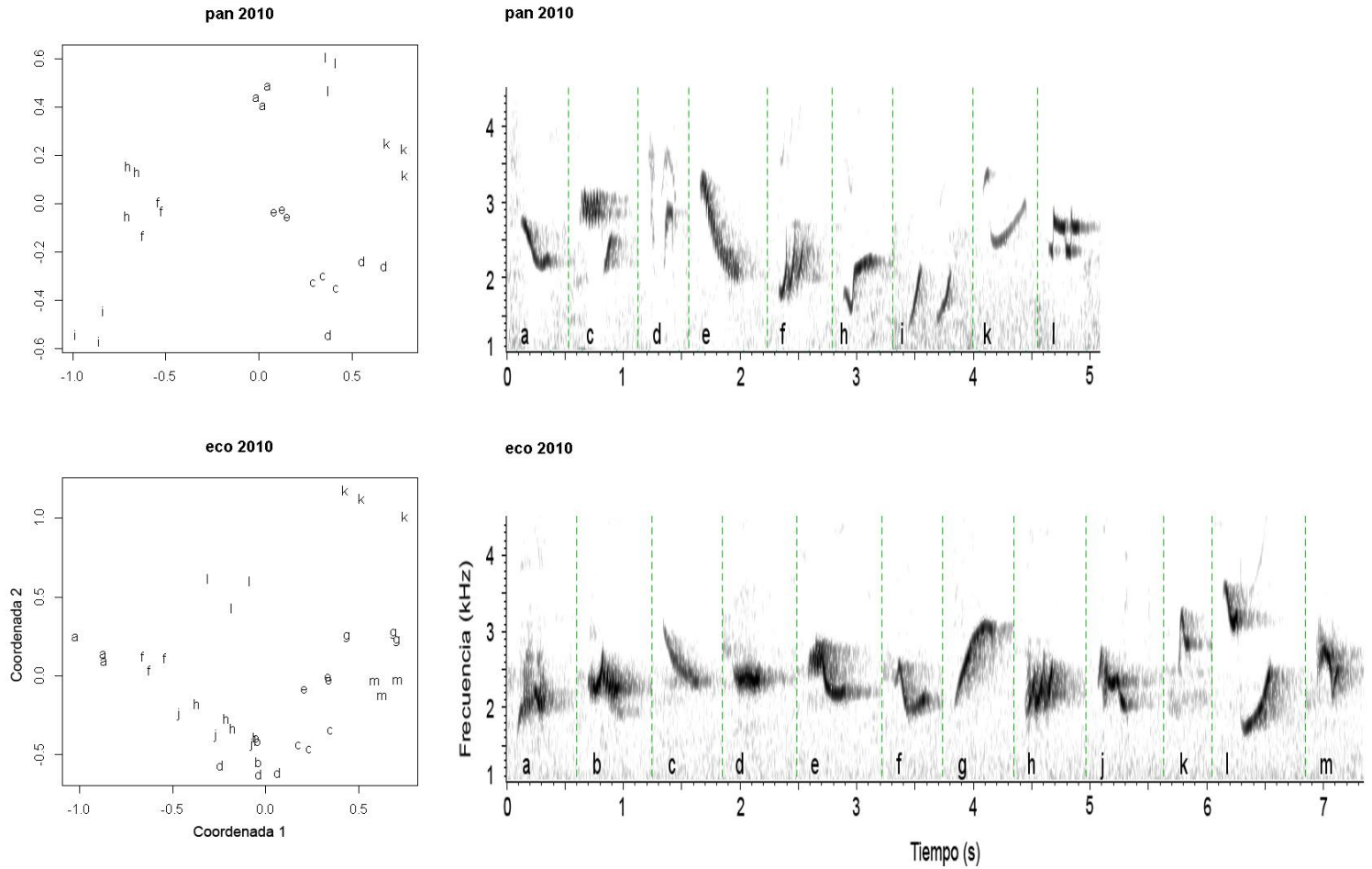

Fig. 4. Diagramas del análisis de escalado multidimensional (izquierda) de los repertorios de dos machos (2010). Las letras denotan diferentes tipos de sílabas. Un ejemplo de cada sílaba se muestra en los espectrogramas (derecha) del repertorio de cada macho. Tres sílabas (b, d, j) tienden a agruparse en el diagrama inferior a pesar de tener diferente estructura acústica, ya que la mayor cantidad de energía de estas sílabas se concentra ~2300 Hz (ver texto).

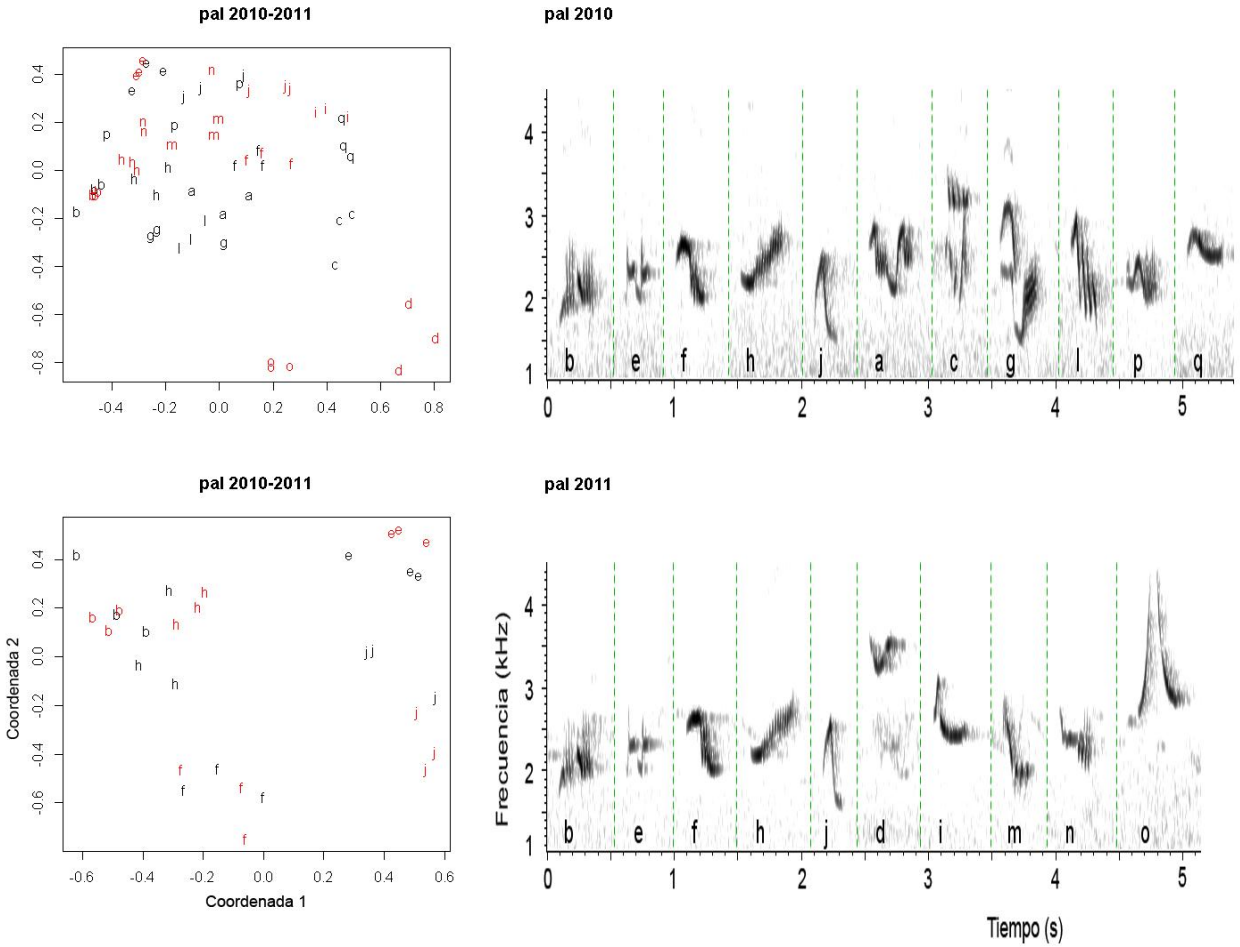

Fig. 5. Diagramas del análisis de escalado multidimensional (izquierda) del repertorio de un macho en dos épocas reproductivas combinadas (2010-2011). Cada letra denota un tipo de sílaba durante el año 2010 (negro) o 2011 (rojo). Arriba se muestran ambos repertorios completos, mientras que abajo sólo los cinco tipos de sílabas presentes en ambos años. Un ejemplo de cada sílaba se muestra en los espectrogramas (derecha) de los repertorios de cada año.

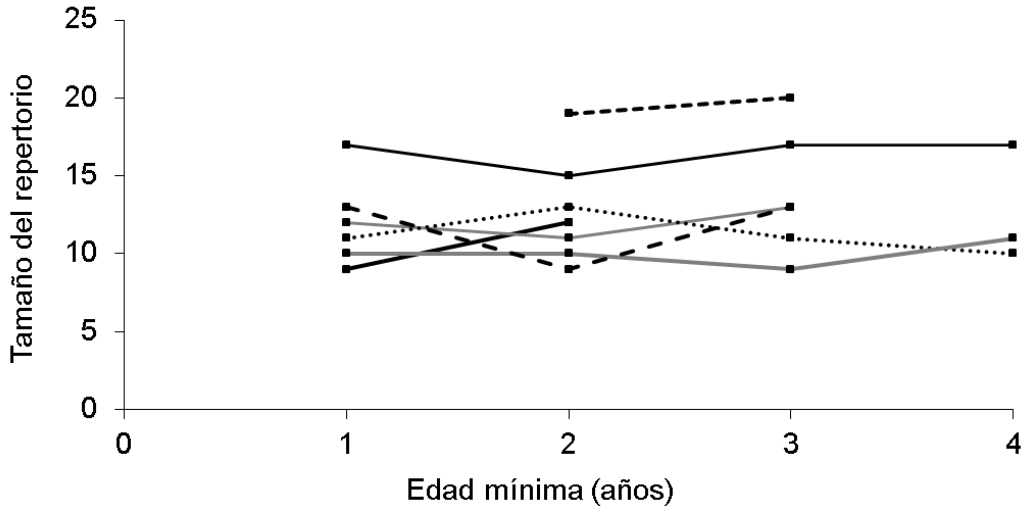

Fig. 6. Tamaño del repertorio de tipos de sílabas del canto según la edad mínima de machos *Turdus grayi* adultos durante las épocas reproductivas 2008-2011. Campus UCR, San José, Costa Rica. Cada tipo de línea corresponde a un individuo específico.

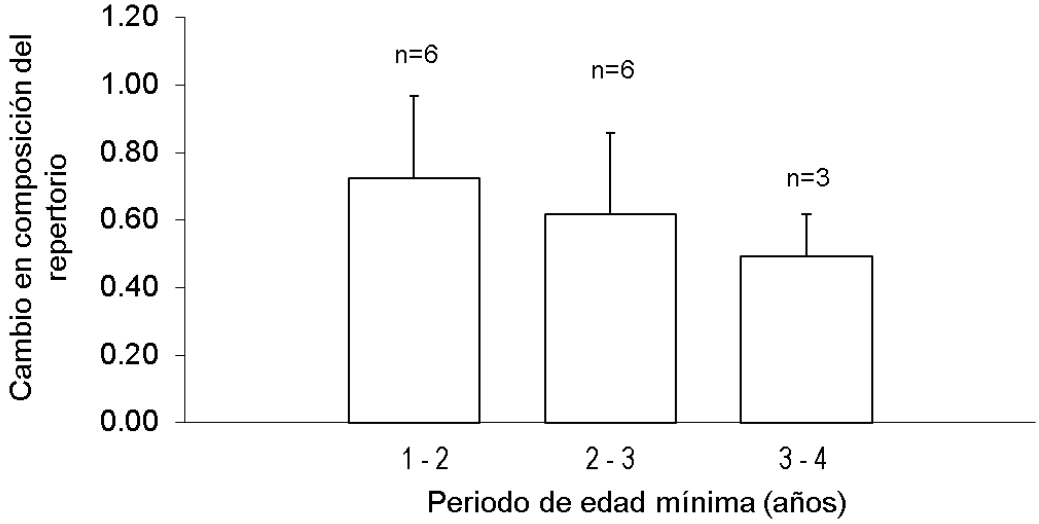

Fig. 7. Proporción de cambio en la composición del repertorio de sílabas de machos *Turdus grayi* adultos según el cambio anual de edad mínima durante las épocas reproductivas 2008-2011. Campus UCR, San José, Costa Rica. Incluye promedio + DE.

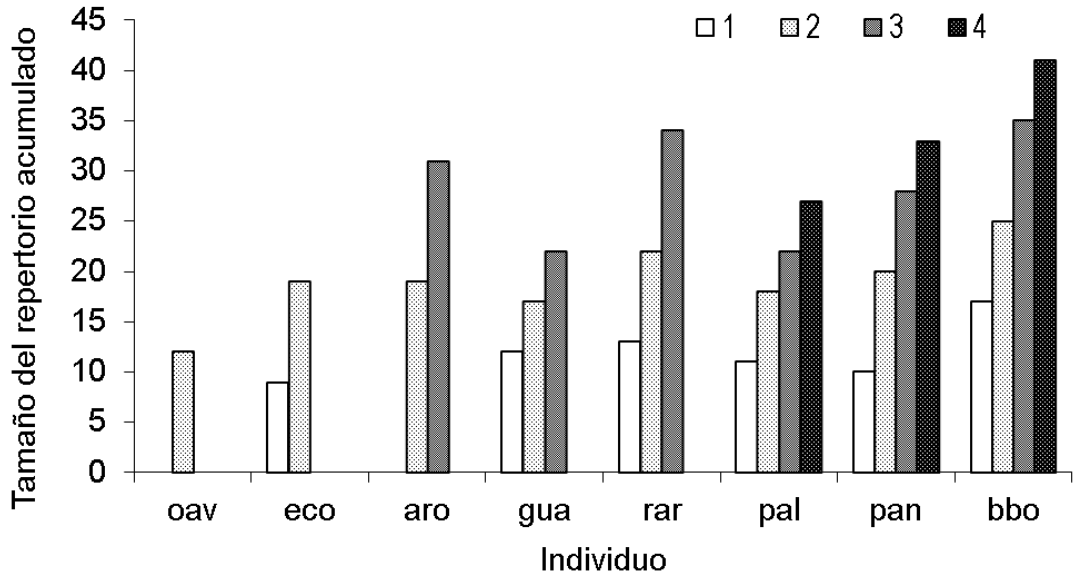

Fig. 8. Tamaño del repertorio acumulado de tipos de sílabas de ocho machos *Turdus grayi* adultos a través de las épocas reproductivas 2008-2011. Campus UCR, San José, Costa Rica. Los patrones de las barras corresponden a la edad mínima en años de los individuos.

Algunos tipos de sílabas permanecieron en los repertorios de los machos durante tres o cuatro años consecutivos, pero en estos casos constituyeron en promedio sólo el 9.6% (rango = 0-22.7%, n = 5) y 4.5% (rango = 0-9.8%, n = 3) del repertorio acumulado, respectivamente. (Tabla 2). Dos tipos de sílabas en uno de los machos fueron usadas de forma intermitente, es decir que se usaron durante un año, desaparecieron del repertorio al año siguiente y posteriormente reaparecieron dos o tres años después.

7.2. Plasticidad del canto en una misma época reproductiva

En cuatro de los machos, la frecuencia de uso de ciertos tipos de sílabas se incrementó hacia el final de la época reproductiva mientras que la de otras sílabas disminuyó significativamente (machos: *pal* X^2 = 60.4, gl = 12; *bbo* X^2 = 110.4, gl = 14; *gua*

X^2 = 40.8, gl = 10 y *oav* X^2 = 99.1, gl = 11; en todos p < 0.001) (Fig. 9). En contraste, la frecuencia de uso de los diferentes tipos de sílabas no varió significativamente en otros dos individuos entre estos periodos (*rar* X^2 = 13.7, gl = 8, p > 0.05 y *pan* X^2 = 12.7, gl = 9, p > 0.10). En estos dos machos, los tipos de sílabas que fueron más frecuentes al inicio de la época reproductiva lo continuaron siendo al final de la misma.

Tabla 2. Cantidad de tipos de sílabas que se mantuvieron en el canto según el número de épocas reproductivas en que estuvieron presentes en los repertorios de siete machos *Turdus grayi* adultos, durante los años 2008-2011. Campus UCR, San José, Costa Rica

	Épocas reproductivas sucesivas				
Individuo	Una	Dos	Tres	Cuatro	Intermitentes*
eco	17	2	--	--	0
aro	22	9	--	--	0
gua	13	4	5	--	0
rar	33	1	0	--	0
pal	15	7	4	1	0
pan	27	3	1	0	2
bbo	28	6	3	4	0

* Tipos de sílabas que fueron observados en dos épocas reproductivas no sucesivas.

Entre el periodo inicial y final de la época reproductiva 2009, se observaron modificaciones en la composición del repertorio de 4 machos en los que al menos un nuevo tipo de sílaba fue añadido. La proporción de uso de estas adiciones fue baja, menor al 2% del total de sílabas emitidas durante el final de la época reproductiva; con excepción de un caso que alcanzó una frecuencia de uso del 7,7% (Fig. 9).

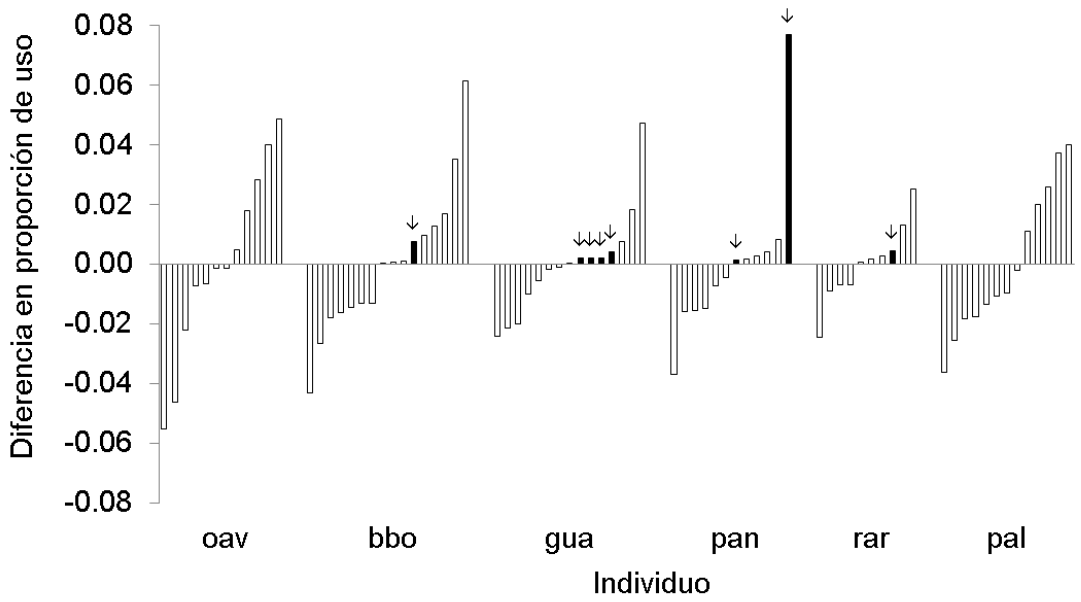

Fig. 9. Diferencia de la proporción de uso de los tipos de sílabas del canto de *Turdus grayi* entre los periodos inicial y final de la época reproductiva 2009, Campus UCR, San José, Costa Rica. Cada barra representa un tipo de sílaba (n = 78) de los repertorios de seis machos de 2 años de edad mínima. Las barras bajo la horizontal indican un uso más frecuente durante el periodo inicial. Las barras sobre la horizontal indican mayor proporción de uso durante el periodo final. Las flechas señalan los tipos de sílabas que corresponden a modificaciones del repertorio (8 adiciones).

Es posible que dos de estas adiciones fueran producto de la transformación gradual de un tipo de sílaba en otro (Fig. 10). En el primer caso, la nueva versión de la sílaba fue una copia más similar a un tipo de sílaba presente en los repertorios de otros tres machos durante la misma o anterior época reproductiva. Al año siguiente, este mismo macho incluyó una variante con estructura acústica todavía más similar a la sílaba de los otros miembros de la población, pero no fue posible determinar si compartía el mismo origen que la sílaba añadida durante el año 2009 (Fig. 10A, 11). En el segundo caso, otro macho emitió dos variantes ligeramente distintas en estructura acústica a una de las sílabas de su repertorio durante una sesión de canto corta (Fig. 10B).

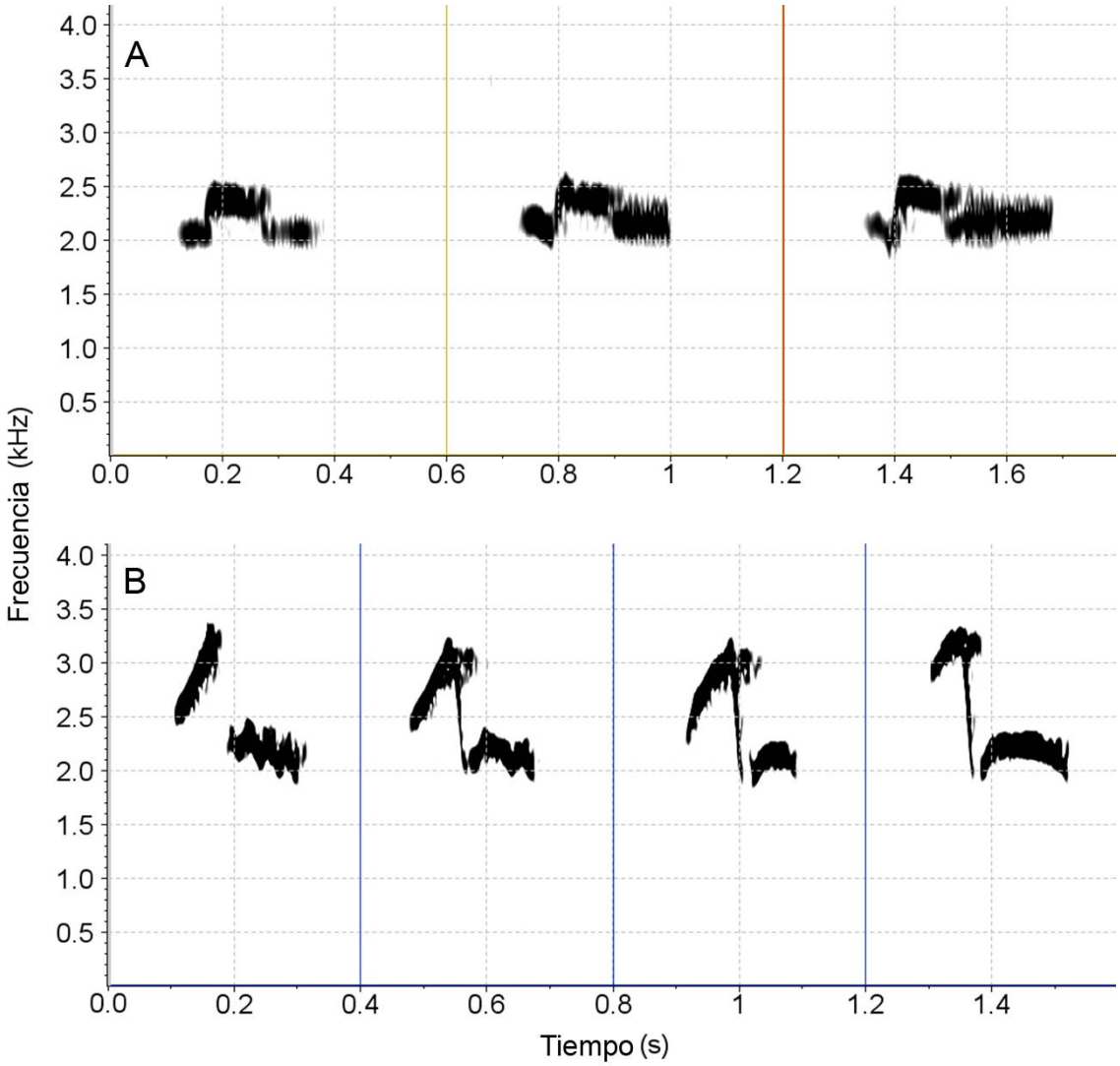

Fig. 10. Dos casos de sílabas añadidas a los repertorios de dos machos *Turdus grayi* de dos años de edad mínima, que posiblemente constituyen casos de transformación gradual de un tipo de sílaba en otro. A) La variación en estructura acústica se dio entre el periodo inicial y final. B) Variación en estructura acústica durante una breve sesión de canto (~ 2 min) en el periodo final. La sílaba original (derecha) pareció ser utilizada como un patrón base para originar un nuevo tipo de sílaba (izquierda). La escala del eje x es distinta entre ambos ejemplos y no corresponden al intervalo temporal en que estas sílabas fueron emitidas. Época reproductiva 2009, Campus UCR, San José, Costa Rica.

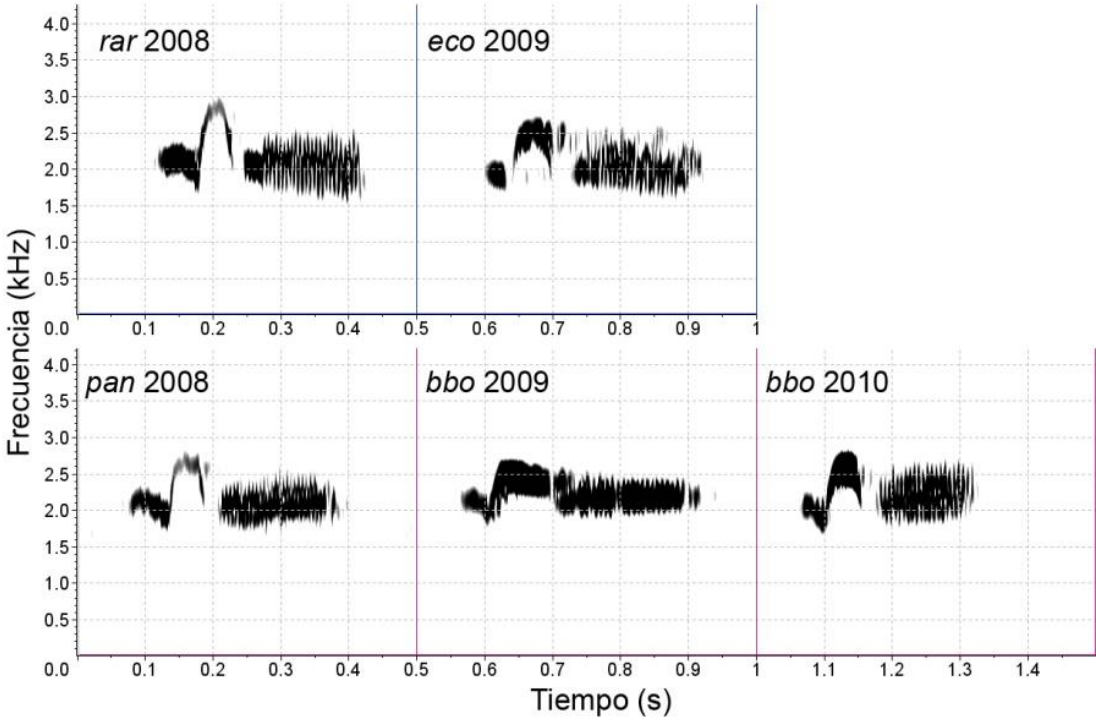

Fig. 11. Versiones de un tipo de sílaba similar en cuatro machos *Turdus grayi* adultos. Los machos *rar* y *pan* incluyeron la sílaba en los repertorios durante el año 2008. El macho *eco* utilizó una sílaba similar en el año 2009. El macho *bbo* adquirió una sílaba similar durante el periodo final del año 2009, posiblemente transformando gradualmente un tipo de sílaba que ya utilizaba durante el inicio de esa época reproductiva. Nótese como una sílaba usada en el año 2010 por este último macho presenta detalles de la estructura acústica aún más similares a las versiones de estos otros miembros de la población. Campus UCR, San José, Costa Rica.

5. DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Los resultados de la clasificación de sílabas del canto de *Turdus grayi* por medio del juicio de observadores y el análisis de escalado multidimensional coincidieron considerablemente en este estudio, lo que permitió utilizar el segundo como un método objetivo para confirmar la clasificación visual. El desempeño de estos dos métodos para

clasificar vocalizaciones, junto con un tercer método adicional, fueron evaluados por Nowicki y Nelson (1990). Ellos reportaron amplia concordancia de los resultados generales entre los tres métodos, pero principalmente entre las clasificaciones visuales y el análisis de escalado multidimensional. No obstante, en el presente estudio algunos de los ejemplos de un mismo tipo de sílaba no se agruparon de forma completamente independiente de otros sonidos clasificados visualmente como sílabas distintas (ver *eco* 2010, Fig. 4). Estos casos pueden ser explicados por efectos del ruido de fondo en la grabación y limitaciones del método de correlación de espectrogramas del programa utilizado. La mayor parte del efecto del ruido de fondo se logró eliminar al utilizar un filtro de paso de banda de 1-4.5 kHz, el cual refleja el rango de frecuencia del canto de *T. grayi* analizado acá y descarta otros sonidos fuera de este rango. Sin embargo, el ruido de fondo que traslapa con este rango de frecuencia no puede ser eliminado de esta manera y puede afectar los valores de correlación. El método de correlación de espectrogramas del programa Raven Pro 1.4 desliza los espectrogramas de dos sonidos en el tiempo calculando un valor de correlación entre ambos sonidos para cada segmento de tiempo e indicando el máximo valor obtenido (Charif et al. 2010). No obstante, durante el proceso de correlación de espectrogramas no se aplica un deslizamiento en el espectro de frecuencias. Como resultado, sílabas cuya amplitud se concentra en frecuencias similares producen altos valores de correlación aunque el patrón de estructura acústica sea distinto (Fig. 4); lo cual sí es evidente para el ojo humano. Por esta razón, es recomendable utilizar métodos complementarios para la clasificación de vocalizaciones.

5.1. Plasticidad del canto entre épocas reproductivas

Aunque el tamaño del repertorio del canto de machos adultos no cambió a través de las épocas reproductivas, se observó gran plasticidad en la composición de sílabas a través de los años incluso en machos de 3 y 4 años de edad mínima. Existió gran dinámica en el uso y reemplazo de los diferentes tipos de sílabas entre épocas reproductivas. Los cambios

interanuales en la composición de los repertorios revelaron la existencia de un ‘repertorio acumulado’ que se expresa en cada individuo a través del tiempo. Mayor número de sílabas se añadieron al repertorio acumulado de un individuo conforme más años fueron muestreados. Este repertorio acumulado podría ser producto de dos mecanismos distintos: a) memoria extensa y re-expresión o b) aprendizaje abierto (Nottebohm 1984, Hough et al. 2000, Franco y Slabbekoorn 2009).

En el mecanismo de memoria extensa y re-expresión el individuo memoriza más componentes del canto de los que utiliza en su primera época reproductiva. La fase sensitiva de aprendizaje donde se memorizan los cantos es variable entre las aves cantoras, pero en varias especies está limitada al primer año de vida (Brenowitz y Beecher 2005). Componentes del canto que fueron aprendidos durante esta fase sensitiva pero que no forman parte del canto durante la primera época reproductiva pueden quedar almacenados en la memoria y luego ser re-expresados en épocas reproductivas siguientes (Hough et al. 2000). Experimentos con reproducción artificial de cantos en otras especies han demostrado que es posible reactivar componentes del canto que no son expresados de forma espontánea pero que permanecen en la memoria (*Sturnus vulgaris* en Chaiken et al. 1994, *Luscinia megarhynchos* en Geberzahn et al. 2002, *Parus major* en Franco y Slabbekoorn 2009). Es posible que los machos de *T. grayi* aprendan un número determinado de sílabas durante la fase sensitiva de aprendizaje y que después emitan un subconjunto de sílabas de este repertorio total. Así, el mecanismo de memoria extensa y re-expresión puede explicar la plasticidad del canto observada entre épocas reproductivas e implicaría que el repertorio total está determinado. Este mecanismo a su vez, no requiere aprendizaje posterior al proceso de cristalización.

La selección de un subconjunto de sílabas a partir de un repertorio determinado es comparable con el proceso de reducción selectiva que se ha descrito en *Zonotrichia leucophrys* (DeWolfe et al. 1989) y otros emberízidos (*Melospiza georgiana* en Marler y Peters 1981, *Spizella pusilla* en Nelson 1992). Los machos de *Z. leucophrys* emiten sólo uno y el mismo tipo de canto año a año, pero durante el inicio de las épocas reproductivas,

hasta los cuatro años inclusive, re-expresan temporalmente tipos de cantos que habían sido "borrados" durante la fase de ensayo del primer año (Hough et al. 2000). Los machos de *T. grayi* podrían estar re-expresando tipos de sílabas que fueron borrados durante la fase de ensayo, pero en contraste con *Z. leucophrys* la re-expresión de sílabas podría estar asociada con la capacidad de cambiar la composición del repertorio en épocas reproductivas sucesivas.

¿Si ocurre una selección de sílabas anual a partir de un repertorio determinado, es ésta selección de sílabas aleatoria? En *L. megarhynchos* los machos modifican la composición de sus repertorios entre los años 1 y 2 para coincidir con los cantos que son compartidos por la mayor cantidad de individuos en la población (Kipper y Kiefer 2010). Un proceso similar podría ocurrir en *T. grayi*, pero se requieren más estudios para determinar si la selección de tipos de sílabas es arbitraria o no. En este estudio además se notó que algunas sílabas se mantuvieron presentes en repertorios durante cuatro años consecutivos. Sin embargo, no se conoce si estas sílabas tienen alguna característica en su estructura acústica, o asociación con interacciones sociales, que favorezca su permanencia en el repertorio.

Por otro lado, el aprendizaje abierto es otro mecanismo que podría explicar la plasticidad del canto observada a través de los años en *T. grayi*. Este mecanismo requiere que el periodo sensitivo de aprendizaje del canto se mantenga activo en la adultez y los individuos puedan aprender nuevos componentes del canto después de emitir canto cristalizado (Brenowitz y Beecher 2005). Chaiken et al. (1994) determinaron que *S. vulgaris* tiene aprendizaje abierto al demostrar que estas aves son capaces de aprender nuevos componentes del canto hasta los 20 meses de edad. Otras especies como *Serinus canarius* (Nottebohm et al. 1986), *Agelaius phoeniceus* (Marler et al. 1972), *Luscinia megarhynchos* (Todt y Geberzahn 2003), *Ficedula hypoleuca* (Eriksen et al. 2011) y *Acrocephalus schonobaenus* (Nicholson et al. 2007) se han considerado de aprendizaje abierto principalmente por presentar cambios en la composición del repertorio entre épocas reproductivas. Sin embargo, es necesario controlar el ambiente acústico desde el

nacimiento del individuo para determinar si la plasticidad del canto observada es producto del aprendizaje en adultos o del mecanismo de memoria extensa y re-expresión anteriormente mencionado, y estas especies aún no cuentan con estudios de este tipo. El presente estudio coloca a *T. grayi* entre las especies con amplia plasticidad en la composición de los repertorios de adultos. La plasticidad observada en individuos de hasta cuatro años de edad mínima sugiere que esta especie posee aprendizaje abierto, pero la re-expresión de sílabas aprendidas durante un periodo sensitivo limitado por la edad permanece aún como una posibilidad.

La acumulación de nuevos tipos de sílabas a través de los años abre la posibilidad de formar repertorios de mayor tamaño. Machos con repertorios más grandes suelen ser preferidos por las hembras con fines reproductivos (Searcy 1992, Lampe y Saetre 1995, Buchanan y Catchpole 1997), ya sea de forma directa o por asociación con otros rasgos atractivos como la edad o calidad del territorio (Howard 1974, Searcy y Andersson 1986). Debido a que el tamaño del repertorio no aumentó conforme incrementó la edad de los machos, esto sugiere que la función principal del tamaño del repertorio no es la atracción de las hembras o que algún mecanismo, posiblemente neuro-fisiológico, limita el tamaño del repertorio en cada época reproductiva. Gil y Gahr (2002) sin embargo, reportaron que no hay evidencia convincente respecto a costos neuronales que limiten el tamaño del repertorio.

5.2. Plasticidad del canto durante una época reproductiva

En los seis machos analizados más extensivamente se observó uno o ambos tipos de plasticidad durante la época reproductiva: cuantitativa (variación en la frecuencia de uso de los diferentes tipos de sílabas) o cualitativa (modificaciones en la composición de los repertorios). Los cambios en las frecuencias de uso de los tipos de sílabas durante la época reproductiva podrían ser el resultado de interacciones sociales, como el apareamiento de

tipos de sílabas con aquellos de los cantos de otros machos en territorios vecinos (Todt y Naguib 2000).

Machos adultos de dos años o más tuvieron la capacidad de modificar la composición de sus repertorios conforme avanzaba la época reproductiva. Esta plasticidad a corto plazo consistió en la adición de uno o pocos tipos nuevos de sílabas que fueron utilizados con poca frecuencia durante el periodo final. Es posible que la baja proporción de uso de las sílabas añadidas dificultara su detección en este estudio. Sin embargo, las curvas de acumulación de sílabas rápidamente alcanzaron la asíntota durante el periodo inicial. Además, se observó la adición de una sílaba cuya proporción de uso alcanzó más del 7% del total de sílabas emitidas. Esta frecuencia de uso es similar a la del resto de tipos de sílabas y es poco probable que no haya sido detectada en el periodo inicial por error de muestreo. Por lo tanto, es válido considerar que las modificaciones del repertorio representan casos de plasticidad en la composición del mismo durante una misma época reproductiva.

La imitación vocal podría estar asociada con la plasticidad del canto a corto plazo en los machos adultos de *T. grayi.* La alta sincronía de los coros de madrugada (Stutchbury et al. 1998) y la cercanía de la ubicación de territorios vecinos (Dyrcz 1983) sugieren que existe gran dinámica social en las interacciones vocales que ocurren entre machos durante la época reproductiva. Asimismo, los hábitos sedentarios de esta especie con alta densidad territorial podrían aumentar la probabilidad de imitación entre individuos, como ocurre en otras especies (Kroodsma et al. 1999). Aunque se ha observado que los machos de esta población comparten tipos de sílabas con vecinos cercanos (Vargas-Castro et al. 2012), no se conoce si las sílabas que añadieron los machos de 2 años de edad del presente estudio fueron aprendidas por imitación. Dos de estas sílabas posiblemente fueron añadidas al transformar gradualmente otra sílaba, y uno de estos casos resultó en una versión más similar a la presente en los repertorios de otros machos del mismo o anterior año. En la especie cercana, *T. migratorius*, Johnson (2006) también observó que un macho transformó un elemento de su repertorio hasta obtener una copia más similar al elemento

de otros machos presentes en la población. Estas observaciones apuntan a un vínculo entre plasticidad del canto en adultos e imitación vocal en *Turdus*.

6. LITERATURA CITADA

Baptista, L.F. y K.L. Schuchmann. 1990. Song learning in the Anna Hummingbird (*Calypte anna*). Ethology 84:15-26.

Beecher, M. y J. Burt. 2004. The Role of Social Interaction in Bird Song Learning. American Psychological Society 13: 224-228.

Brenowitz, E. y M. Beecher. 2005. Song learning in birds: diversity and plasticity, opportunities and challenges. Trends in Neurosciences 28: 127-132.

Buchanan, K.L. y C.K. Catchpole. 1997. Female choice in the sedge warbler, *Acrocephalus schoenobaenus* : multiple cues from song and territory quality. Proceedings of the Royal Society B*:* Biological Sciences 264: 521-526.

Catchpole, C.K. y P.J.R. Slater. 1995. Bird Song Biological themes and variations. Cambridge University Press, New York, USA. 335 p.

Chaiken, M., J. Bohner y P. Marler. 1994. Repertoire turnover and the timing of song acquisition in European starlings. Behaviour 128: 25-39.

Charif, R.A., A.M Waack y L.M. Strickman. 2010. Raven Pro 1.4 User's Manual. Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, New York, USA. 367 p.

Dabelsteen, T., P.K. McGregor, H.M. Lampe, N.E. Langmore y J. Holland. 1998. Quiet song in song birds: an overlooked phenomenon. Bioacoustics 9: 89-105.

DeWolfe, B.B., L.F. Baptista y L. Petrinovich. 1989. Song development and territory establishment in Nuttall's white-crowned sparrows. Condor 91: 397–407.

Dyrcz, A. 1983. Breeding ecology of the Clay-coloured Robin *Turdus grayi* in lowland Panama. Ibis 125: 287-304.

Eriksen, A., T. Slagsvold y H.M. Lampe. 2011. Vocal Plasticity – are Pied Flycatchers, *Ficedula Hypoleuca*, Open-Ended Learners? Ethology 117: 188-198.

Espmark, Y.O. y H.M. Lampe. 1993. Variations in the song of the Pied Flycatcher within and between breeding seasons. Bioacoustics 5: 33-65.

Farabaugh, S.M. y R.J. Dooling. 1996. Acoustic communication in parrots: Laboratory and field studies of budgerigars, *Melopsittacus undulatus*, p. 97-117. *En* D.E. Kroodsma y E.H. Miller (eds.). Ecology and evolution of acoustic communication in birds. Comstock Publishing Associates, Ithaca, New York, USA.

Franco, P. y H. Slabbekoorn. 2009. Repertoire size and composition in great tits: a flexibility test using playbacks. Animal Behaviour 77: 261-269.

Gaunt, S.L.L., L.F. Baptista, J.E. Sánchez y D. Hernandez. 1994. Song Learning as Evidenced from Song Sharing in Two Hummingbird Species (*Colibri coruscans* and C. thalassinus). The Auk 111: 87-103.

Geberzahn, N., H. Hultsch y D. Todt. 2002. Latent song type memories are accessible through auditory stimulation in a hand-reared songbird. Animal Behaviour 64: 783-790.

Gil, D., J.L.S. Cobb y P.J.B. Slater. 2001. Song characteristics are age dependent in the willow warbler, *Phylloscopus trochilus*. Animal Behaviour 62: 689-694.

Gil, D. y M. Gahr. 2002. The honesty of bird song: multiple constraints for multiple traits. Trends in Ecology & Evolution 17: 133-141.

Gil, D. y P.J.B. Slater. 2000. Song organisation and singing patterns of the willow warbler, *Phylloscopus trochilus*. Behaviour 137:759-782.

Hough, G.E., N. D.A. y S.F. Volman. 2000. Re-expression of songs deleted during vocal development in white-crowned sparrows, *Zonotrichia leucophrys*. Animal Behaviour 60: 279–287.

Howard, R.D. 1974. The influence of sexual selection and interspecific competition on mockingbird song (*Mimus polyglottos*). Evolution 28:428-438.

Johnson, S. 2006. Do American Robins Acquire Songs by both Imitating and Inventing? The Wilson Journal of Ornithology 118: 341-352.

Kipper, S. y S. Kiefer. 2010. Age-Related Changes in Birds' Singing Styles: On Fresh Tunes and Fading Voices? Advances in the Study of Behavior 41: 77–118.

Kipper, S., R. Mundry, H. Hultsch y D. Todt. 2004. Long-Term Persistence of Song Performance Rules in Nightingales (*Luscinia megarhynchos*): A Longitudinal Field Study on Repertoire Size and Composition. Behaviour 141: 371-390.

Krebs, J., R. Ashcroft y M. Webber. 1978. Song repertoires and territory defence in the great tit. Nature 271: 539-542.

Kroodsma, D. 1982. Learning and the Ontogeny of Sound Signals in Birds, p. 1-24. *En* D.E. Kroodsma y E.H. Miller (eds.). Acoustic Communication in Birds, Vol 2, Song Learning and its Consequences. Academic Press, Boston, USA.

Kroodsma, D.E. 1996. Ecology of Passerine Song Development, p. 3-19. *En* D.E. Kroodsma y E.H. Miller (eds.). Ecology and evolution of acoustic communication in birds. Comstock Publishing Associates, Ithaca, New York, USA.

Kroodsma, D., W. Liu, E. Goodwin, y P. Bedell. 1999. The Ecology of Song Improvisation as Illustrated by North American Sedge Wrens. The Auk 116: 373-386.

Lampe, H.M. y G. Saetre. 1995. Female Pied Flycatchers Prefer Males with Larger Song Repertoires. Proceedings of the Royal Society B*:* Biological Sciences 262: 163-167.

Leitner, S., C. Voigt y M. Gahr. 2001. Seasonal changes in the song pattern of the non-domesticated Island Canary (*Serinus canaria*), a field study. Behaviour 138, 885-904.

Lynch, A. 1996 The population memetics of birdsong, p. 181-197. *En* D.E. Kroodsma y E.H. Miller (eds.). Ecology and evolution of acoustic communication in birds. Comstock Publishing Associates, Ithaca, New York, USA.

Marler, P. 1970. A comparative approach to vocal learning: song development in White-crowned Sparrows. Journal of Comparative and Physiological Psychology Monograph 71: 1-25.

Marler, P., P. Mundinger, M.S. Waser y A. Lutjen. 1972. Effects of acoustical stimulation and deprivation on song development in red-winged blackbirds (*Agelaius phoeniceus*). Animal Behaviour 20: 586-606.

Marler, P. y S. Peters. 1981. Sparrows learn adult song and more from memory. Science 213: 780-782.

Marler, P. y S. Peters. 1982. Subsong and Plastic Song: Their Role in the Vocal Learning Process, p. 25-50. *En* D.E. Kroodsma y E.H. Miller (eds.). Acoustic Communication in Birds, Vol 2, Song Learning and its Consequences. Academic Press, Boston, USA.

McGregor, P.K. y J.R. Krebs. 1982. Mating and song types in the great tit. Nature 297: 60-61.

Molles, L.E. y S.L. Vehrencamp. 1999. Repertoire size, repertoire overlap, and singing modes in the Banded Wren (*Thryothorus pleurostictus*). The Auk 116: 677-689.

Mountjoy, D.J. y R.E Lemon. 1995. Extended song learning in wild European starlings. Animal Behaviour 49: 357–366.

Nelson, D.A. 1992. Song overproduction and selective attrition lead to song sharing in the field sparrow (*Spizella pusilla*). Behavioral Ecology and Sociobiology 30: 415-424.

Nicholson, J.S., Buchanan, K.L., Marshall, R.C. y C.K. Catchpole. 2007. Song sharing and repertoire size in the sedge warbler, *Acrocephalus schoenobaenus*: changes within and between years. Animal Behaviour 74: 1585-1592.

Nordby, J.C., S. E. Campbell y M.D. Beecher. 2001. Late song learning in song sparrows. Animimal Behaviour 61: 835–846.

Nottebohm, F. 2004. The Road We Travelled: Discovery, Choreography, and Significance of Brain Replaceable Neurons. Annals of the New York Academy of Sciences 1016: 628–658.

Nottebohm, F., M.E. Nottebohm y L. Crane. 1986. Development and seasonal changes in canary song and their relation to changes in the anatomy of song-control nuclei. Behavioral and Neural Biology 46: 445-471.

Nowicki, S. y D.A. Nelson. 1990. Defining natural categories in acoustic signals: comparison of three methods applied to 'Chick-a-dee' call notes. Ethology 86:89-101.

Payne, R.B. 1996. Song traditions in indigo buntings: origin, improvisation, dispersal, and extinction in cultural evolution, p. 198-220. *En* D.E. Kroodsma y E.H. Miller (eds.). Ecology and evolution of acoustic communication in birds. Comstock Publishing Associates, Ithaca, New York, USA.

Payne, R.B. y L.L. Payne. 1997. Field observations, experimental design, and the time and place of learning bird songs, p. 57–84. *En* C.T. Snowdon y M. Hausberger (eds.). Social Influences on Vocal Development. Cambridge University Press, Cambridge, Inglaterra.

Rassmussen, R. y T. Dabelsteen. 2002. Song Repertoires and repertoire sharing in a local group of blackbirds. Bioacoustics 13: 63-76.

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). Molecular Ecology 16: 3689–3702.

Searcy, W.A. 1992. Song Repertoire and Mate Choice in Birds. American Zoologist 32: 71-80.

Searcy, W. A. y M. Andersson. 1986. Sexual selection and the evolution of song. Annual Review of Ecology and Systematics 17: 507-533.

Searcy, W.A. y M.D. Beecher. 2009. Song as an aggressive signal in songbirds. Animal Behaviour 78: 1282-1292.

Sorjonen, J. 1987. Temporal and spatial differences in traditions and repertoires in the song of the thrush nightingale (*Luscinia luscinia*). Behaviour 102: 196-212.

Stutchbury, B.J.M., E.S. Morton y W.H. Piper. 1998. Extra-Pair Mating System of a Synchronously Breeding Tropical Songbird. Journal of Avian Biology 29: 72-78.

Sung, H. y S. Park. 2005. Explaining Avian Vocalizations: a Review of Song Learning and Song Communication in Male-Male Interactions. Integrative Biosciences 9: 47-55.

Todt, D. y N. Geberzahn. 2003. Age-dependent effects of song exposure: song crystallization sets a boundary between fast and delayed vocal imitation. Animal Behaviour 65: 971-979.

Todt, D. y M. Naguib. 2000. Vocal interactions in birds: the use of song as a model in communication. Advances in the Study of Behavior 29: 247-296.

Vargas-Castro, L.E., N.V. Sánchez y G. Barrantes. 2012. Repertoire size and syllable sharing in the song of the Clay-colored Thrush (*Turdus grayi*). The Wilson Journal of Ornithology 124: 446-453.

Zar, J. H. 1996. Biostatistical analysis. (Tercera edición). Prentice Hall, New Jersey, USA. 662 pp.