



Descripción acústica del dueto de *Pezopetes capitalis*, un ave endémica de Costa Rica y el Oeste de Panamá

Carla Trejos-Araya^{1,3} y Gilbert Barrantes²

¹Instituto Tecnológico de Costa Rica sede regional San Carlos, Escuela de Ciencias Naturales y Exactas.

²Universidad de Costa Rica, Escuela de Biología.

³Autor para correspondencia: ktrejos07@gmail.com

Resumen

Los duetos han sido estudiados ampliamente y sus funciones varían entre especies, sin embargo en todos los casos, la sincronía temporal de los elementos cantados por cada individuo de la pareja parece tener un papel importante dentro de sus funciones. Este es el primer estudio en *Pezopetes capitalis* que analiza la sincronización temporal (baja variación en sus variables temporales), de ambos miembros de la pareja durante el dueto. Los objetivos de este estudio fueron describir la estructura acústica del dueto, y el grado de sincronización temporal de cada individuo de la pareja. Los duetos de *P. capitalis* consisten en una serie de elementos traslapantes entre ambos miembros de la pareja, y pueden ser iniciados por ambos sexos. La sincronización fue similar entre ambos individuos, sin embargo, el segundo individuo traslapó más frecuentemente los elementos de su pareja (primer individuo N=18, segundo individuo N= 33 de 39 duetos), tanto en frecuencia como en duración del traslape. Los duetos en *P. capitalis* sirven como un mecanismo para la defensa conjunta de un recurso, y como una forma de reconocimiento de la pareja cuando han estado separados físicamente.

Palabras claves: playback, sincronización temporal, traslape acústico, territorialidad

Abstract

Duets have been studied extensively and their functions vary among species, nevertheless in all cases, temporal synchrony of the elements sung by each individual of the couple appears to have an important functional role. This is the first study in *Pezopetes capitalis* that analyzes the temporal synchronization (low variation in temporal variables), of both members of the couple during the duet. The objectives of this study were to describe the acoustic structure of the duet and the degree of temporal synchronization of each individual of the couple. The duets of *P. capitalis* consist of a series of overlapping elements sung by both members of the couple, and can be initiated by either sex. The synchronization was similar between both individuals, nevertheless, elements of the second

individual overlapped more frequently those of the first (first individual N=18, second individual N=33 of 39 duets), as often in frequency as duration. The duets of *P. capitalis* serve as a mechanism for the joint defense of a resource, and as a form of couple recognition when they have been separated physically.

Key words: playback, temporal synchronization, acoustic overlap, territoriality

Introducción

Durante muchos años el canto en aves se asoció exclusivamente a machos, debido a que un gran porcentaje de estudios en bioacústica fueron realizados en las regiones templadas, en donde en la mayoría de especies los cantos de cortejo son producidos principalmente por los machos (Levin 1996, Logue 2005). Sin embargo, en los trópicos existen muchas especies en donde las hembras también emiten cantos, los cuales poseen funciones diferentes a los cantos de los machos y pueden ser el producto de la selección tanto natural como sexual (Langmore 1998). Sin embargo, debe aclararse que el canto de las hembras, cuando ocurre, no representa una inversión en el papel de cada sexo, sino que cuando se presenta, tanto machos como hembras cantan (Farabaugh 1982), siendo usual que canten juntos formando duetos.

En aproximadamente 450 especies de aves, que representan un 40% de las familias (Hall 2009), las parejas vocalizan con coordinación temporal para producir vocalizaciones más o menos estereotipadas conocidas como duetos (Logue 2007). Los duetos han surgido de

manera independiente en varios grupos de aves poco relacionados filogenéticamente (Rogers *et al.* 2007), y son considerados como uno de los tipos de vocalizaciones más complejos dentro del reino animal (Mennill y Vehrencamp 2008).

Una de las características más citadas y asociadas con los duetos, es la coordinación temporal (sincronización), ya que la mayoría de individuos ejecutan un despliegue acústico altamente coordinado. Se ha propuesto que el significado biológico de esta coordinación puede asociarse con la calidad del individuo (Hall and Magrath 2007), también como una manera de evitar agresiones entre la pareja cuando ambos están en peleas por territorios (Farabaugh 1982), y como una estrategia para evitar enmascaramiento del canto (Brumm and Slater 2007). Este es uno de los primeros estudios en describir la estructura acústica del dueto y la sincronización temporal del dueto en una especie de la familia Emberizidae.

La familia Emberizidae consta de cerca de 310 especies a nivel mundial. No obstante, Farabaugh (1982) solamente reportó dos especies con duetos en la región Panamericana,



ambas encontrándose en Costa Rica. Actualmente, se conocen al menos ocho especies con duetos en la región, incluyendo a *Pezopetes capitalis*, conocido como Xancuincas. Esta especie es endémica de las tierras altas de Costa Rica y el oeste de Panamá. En Costa Rica, es un residente común de las partes altas de las Cordilleras Volcánica Central y Talamanca (Stiles y Skutch 1989).

Los duetos de *P. capitalis* son cantados por ambos individuos, ya sea cuando la pareja se reúne luego de un período de separación temporal, o más frecuentemente como un despliegue territorial (Trejos-Araya y Barrantes 2014). En este estudio, se planteó describir la estructura del dueto según los elementos cantados por cada sexo y sus patrones temporales. Además, se determinó el grado de sincronización temporal de cada individuo de la pareja durante el dueto. Este es el primer estudio que analiza la sincronización temporal de cada individuo, de *P. capitalis*, durante el dueto y sus posibles funciones en la especie.

Métodos

Población de estudio

La investigación fue llevada a cabo en la Estación Biológica Cerro de la Muerte (9°34'N; 83°41'N, 3150 msnm) desde marzo del 2011 hasta octubre del 2012. El sitio de estudio se caracteriza por la presencia de un bosque de robles (*Quercus costaricensis*) y un sotobosque compuesto generalmente por matorrales densos de bambú (*Chusquea* spp) (Stiles y Skutch

1989), y arbustos de las familias Rosaceae, Melastomataceae, Scrophulariaceae y Ericaceae.

Se utilizaron redes de niebla para capturar y posteriormente anillar, con una combinación única de colores, al menos un individuo de cada una de las 12 parejas estudiadas. Para determinar el territorio potencial de cada pareja de *P. capitalis* con el fin de grabarlas, cada una de ellas fue seguida durante el día y se colocó cinta de colores para marcar los bordes del territorio de forrajeo (Trejos-Araya y Barrantes 2014) estimado. En total se grabaron seis de estas 12 parejas durante una hora, iniciando a las 04:40h, el cual es el período cuando la pareja comienza a cantar (observaciones personales) alrededor de los sitios de descanso y anidación (L. Sandoval, com. per.).

Esta especie mantiene los mismos territorios por al menos dos años (Trejos-Araya y Barrantes 2014), por lo que con el fin de incrementar el número de parejas analizadas, se incluyeron otras siete parejas sin anillar, las cuales fueron avistadas en el mismo territorio durante el período de estudio.

Experimentos con grabaciones

Para obtener las grabaciones de duetos, se empleó un micrófono direccional Sennheiser ME66 y una grabadora digital Marantz PMD 661. Las grabaciones fueron guardadas en el formato WAV (48-bit, 44 kHz). Para obtener un dueto de respuesta de cada pareja, se emplearon tres grabaciones (denominadas *playbacks* de aquí en adelante) de duetos, dos de ellas

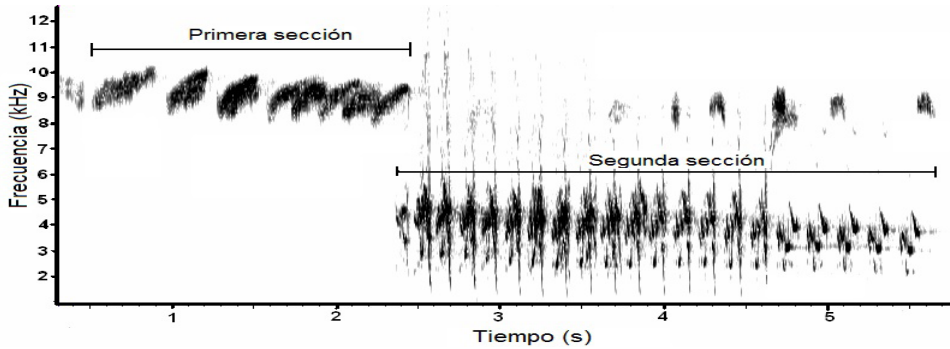


Figura 1. Secciones del dueto de *Pezopetes capitalis*.

(LCH 12-001 y LCH 12-003) grabadas en el Parque Nacional Barva, obtenidas de la base de grabaciones del Laboratorio de Bioacústica, Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica. El tercer playback fue grabado en el 2009 por Carla Trejos-Araya en el Cerro de la Muerte.

Cada uno de los *playbacks* fueron empleados de manera aleatoria para cada pareja, y no fueron usados más de tres veces en cada prueba, con el fin de evitar que las parejas de *P. capitalis* aprendieran el canto y eso limitará su respuesta. Todos los experimentos se llevaron a cabo entre las 5:30 h y las 7 h, el cual es el período de mayor actividad acústica de las parejas de esta especie (observaciones personales). Solamente se empleó un *playback* por día para cada pareja, con el fin de garantizar que cada respuesta fuera consecuencia de ese *playback*.

Análisis de vocalizaciones

En este estudio, se definió un elemento acústico como un sonido discreto que puede

tener modulación en frecuencia (Hz) y tiempo (s), y que puede ser separado de manera temporal y en frecuencia, de otros elementos. Además, se definió sincronización como la coordinación temporal de los elementos en un dueto cantado por ambos miembros de una pareja. Ésta coordinación temporal puede darse en duetos con elementos que no traslapen temporalmente entre sí, o en aquellos en donde sí se presente traslape temporal.

Todos los duetos obtenidos se analizaron utilizando el programa Raven pro 1.4 (Bioacoustics Research Program 2011). Para identificar cuáles elementos del dueto correspondían a cada individuo de la pareja, se emplearon dos métodos: 1) Se grabaron videos en alta definición de tres parejas cantando el dueto, para esto se empleó una videogradora Sony HDR-SR11, lo cual permitió determinar el orden de cada individuo durante el dueto; 2) En los experimentos con *playbacks*, al grabar la respuesta de cada pareja se dirigió el micrófono



a uno de los individuos, por lo que al analizar cada dueto en el espectrograma, los elementos correspondientes al individuo señalado eran más oscuros que aquellos correspondientes a su pareja. Esto permitió separar el dueto según los elementos cantados por cada individuo de la pareja.

Para todos los análisis, se dividió el dueto en dos secciones (Fig. 1). Para cada una de estas secciones, se midieron dos variables acústicas: duración de los elementos y el intervalo de silencio entre elementos. El intervalo de silencio corresponde al tiempo que transcurre entre el final del elemento emitido por un individuo y el comienzo del siguiente elemento de su pareja, lo cual corresponde al tiempo que le toma a un individuo contestarle a su pareja. Cuando ocurría traslape temporal entre los elementos de ambos individuos, se procedió a medir el tiempo total de cada traslape y se le asignó un valor negativo, con el fin de diferenciarlo de los tiempos de elementos no traslapantes.

Análisis estadístico

Con el fin de comparar la sincronización de cada pareja durante sus duetos, primero se obtuvo el promedio del intervalo de silencio o del tiempo de traslape (en caso de que estuviera presente). Para este análisis, se consideró como primer individuo a aquel que iniciara el dueto, y como el segundo individuo, al que respondiera a los elementos del primer individuo (en la mayoría de casos el macho fue quien inició el dueto).

Con estos tiempos, se calculó el coeficiente de variación (CV) para cada individuo, y se estimó cuál sexo era más coordinado, dividiendo el CV del segundo individuo entre el CV del primer individuo; esto indicaba la diferencia en sincronización entre ambos miembros de una pareja. Para este análisis, se consideró que parejas con un valor bajo del CV eran más coordinadas que aquellas con valores altos, debido a que un bajo CV implica menor variación en sus tiempos de respuesta o traslape.

Para comparar la sincronía entre los miembros de la pareja y entre las secciones del dueto, se realizó una prueba T-student. Los análisis fueron realizados empleando Microsoft Excel 2003 y el software R (R Core Team 2012).

Resultados

Los duetos de *Pezopetes capitalis* están compuestos, mayoritariamente, por elementos traslapantes, tanto en frecuencia como en tiempo, entre ambos miembros de la pareja. La sincronía fue similar para ambos miembros de la pareja en ambas secciones del dueto (primera sección: $t=-0.31$, $df=11$, $p=0.759$; segunda sección: $t=0.19$, $df=10$, $p=0.853$). Ambos individuos dentro de las parejas fueron sincrónicos (CV con valores bajos), en la primera sección del dueto el CV para el primer individuo presentó un valor de 0.14, y el CV del segundo individuo fue 0.12. Para la segunda sección del dueto, el CV para el primer individuo fue de 0.16 y 0.18 para el segundo individuo.

Para la primera sección del dueto (N=39 duetos) el primer individuo traslapó entre un 11% y un 100% los elementos del segundo individuo, lo cual representó un tiempo promedio de traslape de 0.762 ± 0.623 s del tiempo de canto del primer individuo; este tiempo correspondió al 34% del promedio de duración de los elementos cantados por el primer individuo en la primera sección del dueto. Para el segundo individuo, el traslape con los elementos de su pareja fue entre 17% y 100% de los elementos, el tiempo promedio de este traslape fue de 0.568 ± 0.540 s del tiempo de canto del segundo individuo, lo cual representó el 27% del promedio de duración de los elementos que cantó en la primera sección.

Para la segunda sección de los duetos (N=28), solamente el segundo individuo traslapó los elementos de su pareja entre un 79% y 100% de los elementos. Estos individuos presentaron una gran variación en el tiempo de traslape (0.545 ± 0.856 s). El segundo individuo traslapó el 33% del tiempo de la duración de sus elementos.

Discusión

La coordinación temporal (sincronización) es una característica común en casi todos los duetos, ya que en todos los duetos los individuos producen despliegues acústicos altamente coordinados (Hall 2009). En *Pezopetes capitalis*, los duetos se presentan cuando una pareja se reencuentra, también cuando otra pareja de la misma especie se aproxima o entra a su

territorio (Trejos-Araya y Barrantes 2014), o cuando las parejas son provocadas con *playbacks*, en donde en estos casos las parejas mostraron un comportamiento agresivo contra la fuente de sonido.

Se ha propuesto que los duetos funcionan como un mecanismo para mantener el lazo entre los miembros de una pareja y como una estrategia para la defensa conjunta de un recurso, ya que sería más efectivo defenderlo en conjunto y no de manera solitaria (Farabaugh 1982, Langmore 1998, Hall 2004, Logue 2005). Estas dos funciones parecen estar presentes en los duetos de *P. capitalis*. La evidencia para estas propuestas es escasa y en todos los casos parece estar correlacionada, por ejemplo, *Grallina cyanoleuca* reduce la frecuencia de cantos en respuesta a duetos altamente coordinados (Hall 2000, Hall y Magrath 2007). Esta reducción puede interpretarse como una respuesta territorial más efectiva, sin embargo se carecen de datos más directos para confirmar que los duetos más coordinados funcionan como una mejor herramienta de defensa.

En esta misma especie, Hall y Magrath (2007), también propusieron que la coordinación temporal funcionaba como una señal honesta de la fuerza de la coalición de la pareja durante los despliegues territoriales. Sin embargo, esta conclusión fue alcanzada basándose en un sistema de comunicación humana (Hagen y Bryant 2003), por lo que esos resultados no necesariamente se pueden extrapolar a un sistema de comunicación en



aves. En humanos la calidad de una coalición depende de la motivación y la habilidad para actuar colectivamente. Hall y Magrath (2007) consideraron la coordinación de un dueto como una señal continua de motivación y la precisión en la coordinación como un índice de la capacidad para actuar de manera colectiva. De esta manera, la evidencia de que los duetos pueden funcionar como una señal de la calidad de la coalición, es relativa y requiere una aproximación experimental cuidadosa.

En contextos naturales las aves tienden a evitar traslapar en sus señales acústicas, con el fin de que sus señales no sean enmascaradas por las señales de otra ave (Todt y Naguib 2000, Searcy y Beecher 2009). Sin embargo, bajo ciertas condiciones, el traslape es inevitable según factores como la aleatoriedad en que se emiten los elementos y las limitaciones de espacio acústico (tiempo), en donde la única opción, por ejemplo, de un individuo de responder a su pareja, es emitir cantos con elementos traslapantes (Todt y Naguib 2000, Naguib y Mennill 2010). Considerando el período corto de tiempo entre dos elementos consecutivos de un solo individuo en un dueto, y la duración de cada elemento, es altamente probable que los elementos de su pareja no presenten traslapes temporales. Aun así, el tiempo total de traslape es relativamente bajo en *P. capitalis*, lo que permite que las señales de ambos individuos puedan ser escuchadas por sus vecinos y potenciales competidores.

La importancia biológica de producir duetos con elementos traslapantes podría relacionarse con la producción de señales más amenazantes que aquellas en donde solamente existe el canto de un individuo, o en duetos con elementos no traslapantes. Lo anterior debido a que las señales acústicas pueden “reforzarse” con la combinación de los elementos de ambos miembros en una pareja (Todt y Naguib 2000, Fitzimmons *et al.* 2008). Esto podría apoyar la hipótesis de que los duetos funcionan como una manera de defensa conjunta de recursos.

Agradecimientos

Queremos agradecer a William Eberhard, Luis Sandoval y Johel Chaves por sus valiosos comentarios sobre este artículo. Además, queremos reconocer la ayuda de Nidia Corrales, Miguel Esquivel y Federico Valverde, por su apoyo y asistencia en el campo. Para este estudio, se recibió el apoyo económico del Fondo Alexander F. Skutch, para la Investigación Ornitológica, el cual es otorgado por la Asociación Ornitológica de Costa Rica (AOCR).

Referencias

- Bioacoustic Research Program. 2001. *Raven Pro: interactive sound analysis software (version 1.4.) [Computer software]*. Ithaca, New York: The Cornell Lab of Ornithology.
- Brumm, H y P. Slater. 2007. Animal communication: timing counts. *Current Biology* 17: R521–R523.

- Farabaugh, S. 1982. The ecological and social significance of duetting. En: D. E. Kroodsma y E. H. Miller, eds. *Acoustic communication in birds*, Volume 2: *Song learning and its consequences*. New York: Academic Press.
- Fitzsimmons, L., Foote, J.R., Ratcliffe, L.M., y D.J. Mennill. 2008. Frequency matching, overlapping and movement behaviour in diurnal countersinging interactions of Black-Capped Chickadees. *Animal Behaviour* 75: 1913–1920.
- Hall, M y R. Magrath. 2007. Temporal coordination signals coalition quality. *Current Biology* 117: 406–407.
- Hall, M. 2004. A review of hypotheses for the functions of avian duetting. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 55: 415–430.
- Hall, M. 2009. A review of vocal duetting in birds. *Advances in the Study of Behavior* 40: 67–121.
- Langmore, N. 1998. Functions of duet and solo songs of female birds. *Trends in Ecology & Evolution* 13: 136–140.
- Levin, R. 1996. Song behaviour and reproductive strategies in a duetting wren, *Thryothorus nigricapillus*: II. Playback experiments. *Animal Behaviour* 52: 1107–1117.
- Logue, D. 2005. Cooperative defense in duet singing birds. *Cognition, Brain, Behavior* 9: 497–510.
- Logue, D. 2007. How do they duet? Sexually dimorphic behavioural mechanisms structure duet songs in the Black-Bellied Wren. *Animal Behaviour* 73: 105–113.
- Mennill, D y S.L. Vehrencamp. 2008. Context-Dependent functions of avian duets revealed by microphone-array recordings and multispeaker playback. *Current Biology* 18: 1314–1319.
- Naguib, M y D.J. Mennill. 2010. The signal value of birdsong: empirical evidence suggests song overlapping. *Animal Behaviour* 80: e11– e15.
- R Core Team. 2012. *R: A language and environment for statistical computing*. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing.
- Rogers, A., N. Langmore y R. Mulder. 2007. Function of pair duets in the eastern whipbird: cooperative defense or sexual conflict? *Behavioral Ecology* 18: 182–188.
- Searcy, W. A. y M.D. Beecher. 2009. Song as an aggressive signal in songbirds. *Animal Behaviour* 78: 1281–1292.
- Stiles, F.G y A. F. Skutch. 1989. *Guía de aves de Costa Rica*. Santo Domingo de Heredia: Editorial INBio.
- Todt, D. y Naguib, M. 2000. Vocal interactions in birds: the use of song as a model in communication. *Advances in the Study of Behavior* 29: 247–296.
- Trejos-Araya, C. y G. Barrantes. 2014. Natural history and acoustic repertoire of the large-footed finch (*Pezopetes capitalis*), an endemic, highland bird of Costa Rica and western Panama. *Ornitología Neotropical* 25: 261–271.