

Tesis de Licenciatura

Evolución del Canto de las palomas Americanas

Mahler, Bettina

Tesis presentada para obtener el grado de Licenciado en
Ciencias Biológicas de la Universidad de Buenos Aires

Este documento forma parte de la colección de tesis de licenciatura de la Biblioteca Central Dr. Luis Federico Leloir, disponible en digital.bl.fcen.uba.ar. Su utilización debe ser acompañada por la cita bibliográfica con reconocimiento de la fuente.

This document is part of the Six-Year Bachelor's Theses Collection of the Central Library Dr. Luis Federico Leloir, available in digital.bl.fcen.uba.ar. It should be used accompanied by the corresponding citation acknowledging the source.

Cita tipo APA:

Mahler, Bettina. (). Evolución del Canto de las palomas Americanas. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires.
http://hdl.handle.net/20.500.12110/seminario_nBIO000651_Mahler

Cita tipo Chicago:

Mahler, Bettina. "Evolución del Canto de las palomas Americanas". Tesis de Licenciado. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. .
http://hdl.handle.net/20.500.12110/seminario_nBIO000651_Mahler

EXACTAS UBA

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales



UBA

Universidad de Buenos Aires

UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES
FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES
DEPARTAMENTO DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

Evolución del Canto en las Palomas Americanas

Tesis de Licenciatura

Bettina Mahler

Director: Dr. Pablo Luis Tubaro



Laboratorio de Vertebrados
Departamento de Ciencias Biológicas
Facultad de Ciencias Exactas y Naturales
Universidad de Buenos Aires

Diciembre de 1998

Nº 0651

AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer al Dr. Pablo Tubaro por el apoyo, la paciencia y la motivación brindados a lo largo de todo el seminario. Además, quiero agradecer al Dr. E. Segura por haber puesto a disposición los equipos del Laboratorio de Fisiología del Comportamiento del Instituto de Biología y Medicina Experimental para realizar parte de los estudios. También agradezco al Dr. J. Navas por haberme permitido visitar las colecciones del Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia y al Dr. J. C. Reboresoda por facilitarme sus equipos para analizar parte de los datos. Además quiero agradecer a N. Krabbe, O. González y S. Bertelli por hacerme llegar pesos no publicados de diversas especies de palomas. Por último, agradezco a mi familia y a Cristian Elbert, quienes me apoyaron a lo largo de toda la carrera.

INDICE

Resumen	1
Introducción	2
Materiales y Métodos	6
Resultados	
Variabilidad del canto	14
Congruencia entre el árbol morfológico y los árboles de canto	20
Correlación evolutiva entre la estructura del canto y el peso corporal	24
Correlación entre el hábitat y las frecuencias del canto	27
Discusión	27
Bibliografía	33

RESUMEN

Se estudió la evolución del canto en las palomas americanas pertenecientes a los géneros *Columbina*, *Claravis*, *Scardafella*, *Metriopelia*, *Uropelia*, *Zenaida*, *Leptotila*, *Starnoenas* y *Geotrygon*. Los objetivos particulares del estudio fueron: primero, analizar la variación individual, intraespecífica e interespecífica del canto; segundo, estudiar la información filogenética contenida en el canto; tercero, analizar la influencia del peso corporal sobre la estructura del canto y cuarto, analizar la correlación entre las frecuencias del canto y el hábitat.

Sobre las vocalizaciones disponibles de cada especie se midieron las siguientes variables: frecuencia máxima (MAX), mínima (MIN), enfatizada (ENF), ancho de banda ($BAND = MAX - MIN$) y duración (DUR).

En primer lugar, se encontró una baja variabilidad para cada individuo y dentro de cada especie. Caracteres poco variables en una especie son considerados útiles para estudios sistemáticos y taxonómicos. En segundo lugar, este estudio demuestra que el canto contiene cierta información filogenética por la alta congruencia existente entre el árbol filogenético construido en base a caracteres morfológicos (Goodwin 1983) y los árboles construidos en base al canto.

En tercer lugar, para estudiar la relación entre el canto y el peso corporal se realizó un análisis de contrastes filogenéticamente independientes. Se encontró una correlación negativa y significativa entre el peso corporal y las frecuencias utilizadas en el canto. Esto indica que especies de mayor tamaño utilizan frecuencias más graves en sus cantos, mientras que especies más pequeñas utilizan frecuencias más agudas.

Por último, para analizar la correlación entre las frecuencias del canto y el hábitat, fueron controlados los efectos del peso y de la posición filogenética sobre los valores de frecuencia. Se encontró una correlación entre el hábitat y las frecuencias máximas utilizadas por las palomas americanas, mostrando que especies que habitan ambientes más cerrados utilizan frecuencias más altas que especies que habitan ambientes más abiertos. Este patrón es diferente al encontrado en otros estudios que fueron basados en Oscines, y que en general no corrigen las variaciones que introducen el peso corporal y la historia evolutiva común en el canto.

INTRODUCCION

Actualmente existen 309 especies de palomas que habitan desde los trópicos hasta las regiones frías (excluyendo sólo la Antártida y el Ártico), en ambientes diversos, desde selvas hasta desiertos. Son típicamente arbóreas, aunque existen especies que pasan la mayoría del tiempo en el suelo y usan los árboles o arbustos para hacer sus nidos o como perchas (Baptista et al. 1997).

El grupo de las Columbiformes incluye especies relativamente grandes y muy coloridas (como las del género *Goura* de Nueva Guinea de aprox. 2 kg) hasta muy pequeñas con plumajes de colores apagados y crípticos (como las Columbinas americanas de 30 g), especies con alimentación frugívora, otras granívoras y especies con hábitos solitarios, otras totalmente coloniales y otras que se agrupan sólo en ciertas ocasiones. Pero a pesar de esta diversidad, las palomas son un grupo homogéneo en cuanto a los rasgos morfológicos.

Los géneros de palomas endémicos de América son: *Columbina*, *Claravis*, *Scardafella*, *Metriopelia*, *Uropelia*, *Zenaida*, *Leptotila*, *Starnoenas*, *Geotrygon* y *Ectopistes*, este último con una única especie, *Ectopistes migratorius*, actualmente extinta. Estos géneros incluyen especies relativamente pequeñas, con un peso menor a los 350 gramos, con plumaje de coloraciones dentro de los tonos marrones y grisáceos que se alimentan esencialmente de semillas. De acuerdo con Goodwin (1983) constituyen un grupo monofilético afín a las palomas del género *Columba*. En base a caracteres morfológicos este mismo autor reconoce tres grupos: 1 - *Leptotila*, *Starnoenas* y *Geotrygon*, 2 - *Zenaida* y *Ectopistes* y 3 - *Columbina*, *Claravis*, *Scardafella*, *Metriopelia* y *Uropelia*. Los detalles de las relaciones entre las especies pueden apreciarse en la Figura 1.

Como en cualquier estudio sistemático nuevos datos pueden ayudar a clarificar las relaciones de parentesco y poner a prueba las hipótesis preexistentes. Una de estas fuentes es el canto, dado que existen grabaciones de casi todas las especies de palomas americanas y además éstos pueden ser estudiados y comparados rigurosamente. Por otro lado, el canto de las palomas está rígidamente programado y no necesita del aprendizaje para su desarrollo normal. Whitman (1919), Lade y Thorpe (1964), Nottebohm y Nottebohm (1971) y Baptista (1996) demostraron esta característica a través de

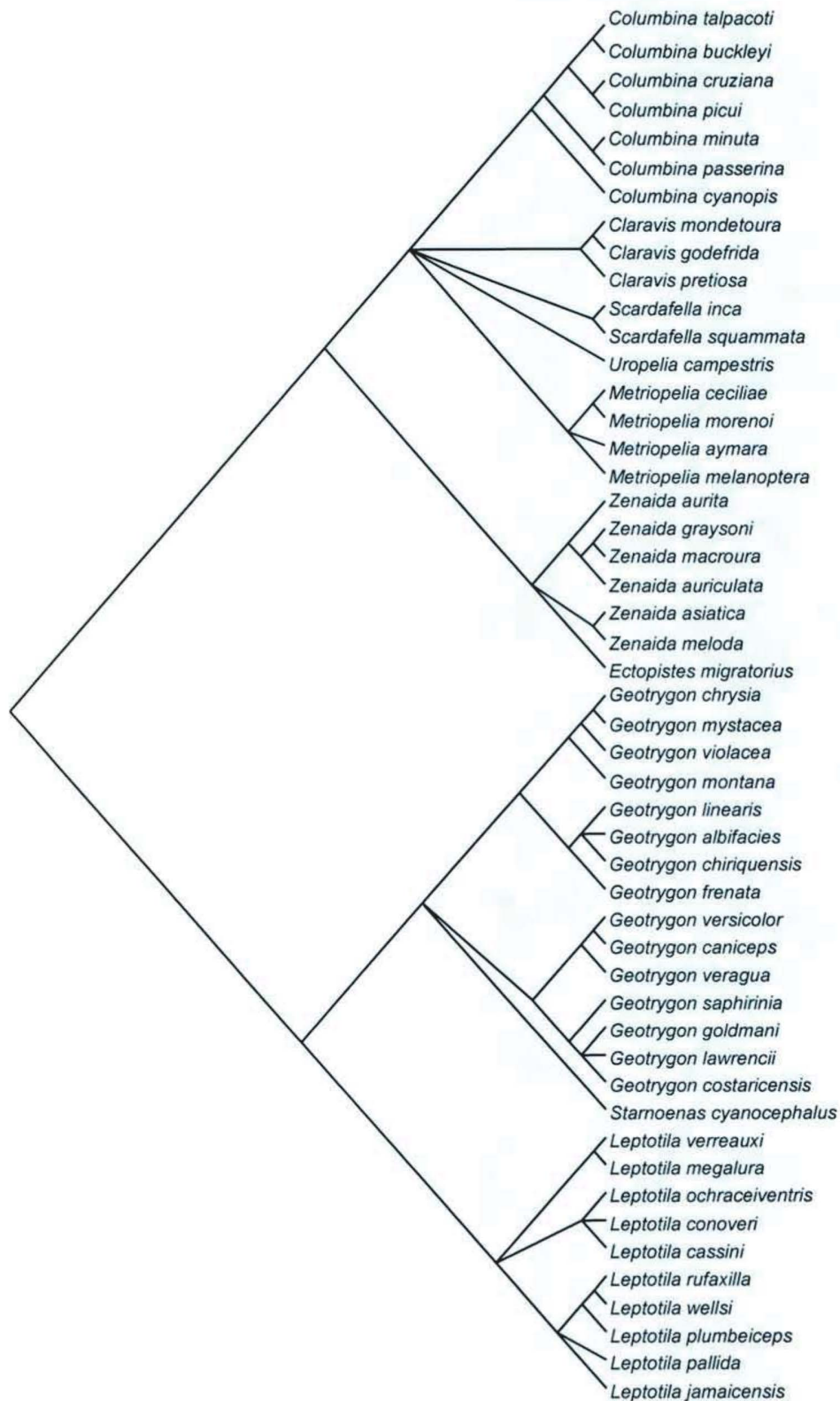


Figura 1. Filogenia propuesta por Goodwin (1983) para los géneros de palomas americanas *Zenaida*, *Claravis*, *Columbina*, *Scardafella*, *Metriopelia*, *Geotrygon*, *Uropelia*, *Ectopistes* y *Leptotila*.

experimentos de hibridación, ensordecimiento, aislación acústica y selección artificial.

El proceso de aprendizaje del canto consiste en la modificación de la producción vocal como consecuencia de la experiencia auditiva que el ave obtiene de los sonidos del ambiente o de los que ella misma es capaz de producir. La "Hipótesis de la Variación Aprendida" propone que los cantos aprendidos deben ser más variables que los cantos innatos, debido a que la experiencia auditiva puede variar mucho entre individuos, lo cual produce divergencias en sus fenotipos vocales (Baptista 1996). En consecuencia, la naturaleza innata de las vocalizaciones de las Columbiformes debería verse reflejada en un reducido nivel de variación individual e intraespecífico, propiedades deseables para cualquier carácter usado en estudios sistemáticos. Por lo tanto, el primer objetivo de este estudio ha sido analizar la variación del canto a nivel intra- e interespecífico.

Si el canto constituye un buen carácter sistemático debería observarse una elevada congruencia entre las filogenias que se obtengan a partir de datos de su estructura y las filogenias basadas en conjuntos de caracteres morfológicos y/o genéticos. El segundo de los objetivos de este trabajo fue estudiar la información filogenética contenida en el canto de las palomas americanas analizando la congruencia entre árboles basados en el canto y el árbol basado en caracteres morfológicos. De existir congruencia entre ambos conjuntos de datos, no sólo se confirmaría que el canto contiene información filogenética, sino que además se validarían las relaciones de parentesco propuestas previamente para las palomas americanas.

Existen ciertos factores que podrían haber afectado la evolución del canto hacia sus estructuras actuales. Wallschläger (1980) realizó un estudio de correlación que involucró a más de 90 especies de aves de diferentes familias y mostró la existencia de una correlación negativa y significativa entre el peso corporal y las frecuencias utilizadas en el canto. La causa de esta alometría se atribuye a factores anatómicos y fisiológicos como el largo de tráquea y el tamaño del órgano fonador, los cuales están correlacionados con el tamaño y la masa corporal (Wallschläger 1980, Baptista 1996, Lambrechts 1996). En la especie *Streptopelia decaocto*, por ejemplo, Ballintijn y Ten Cate (1997) encontraron que los cantos con frecuencias acústicas mayores eran emitidos

por hembras, que poseen una siringe anatómicamente similar, pero más pequeña que la de los machos.

Aunque la correlación entre la masa corporal y las frecuencias acústicas surge de estudios que involucran a muchas especies, éstos en general no tienen en cuenta la falta de independencia entre las especies generada por su historia evolutiva común. Tal situación tiende a sobreestimar los grados de libertad de los test estadísticos, facilitando el rechazo de la hipótesis nula que postula la ausencia de relación entre las frecuencias acústicas y el peso corporal (Felsenstein 1985).

Por el contrario, los estudios realizados entre pares de especies muy emparentadas o entre individuos de una misma especie no muestran un patrón tan claro (Bowman 1979, 1983, Shy 1983). Handford y Loughheed (1991) observaron que en el chingolo (*Zonotrichia capensis*) los individuos más grandes tienden a poseer frecuencias acústicas menores aunque el tamaño de la siringe no esté asociado al peso corporal. Ellos sugirieron que el tamaño del órgano fonador no afectaría las frecuencias utilizadas en el canto y que las diferencias en las frecuencias acústicas dependerían de un fenómeno de aprendizaje ligado a la estructura del hábitat. Según este estudio, el aprendizaje vocal no sólo serviría para adaptar el canto al hábitat (Hansen 1979, Nottebohm 1985), sino que también liberaría a las vocalizaciones de las restricciones impuestas por el tamaño corporal.

De todo lo precedente surge que para un análisis correcto de la correlación entre el peso corporal y las frecuencias acústicas es importante excluir fuentes incontrolables de variación como el aprendizaje vocal, así como también considerar la filogenia de las especies para evitar trabajar con datos que no son independientes. Las Columbiformes son un grupo apropiado para realizar este análisis, dado que su canto es innato y además se conocen las relaciones de parentesco entre las especies (Johnston 1962, Goodwin 1983). El método comparativo, basado en el conocimiento de las relaciones filogenéticas entre las especies, ha sido exitosamente aplicado a numerosos estudios de coevolución de caracteres (McLennan et al. 1988, Sillen-Tullberg 1988, Basolo 1990, Lanyon 1992, Prum 1994) y fue el método utilizado para cumplir con el tercer objetivo de este trabajo, es decir, estudiar la relación entre las frecuencias del canto y el peso corporal en las palomas americanas.

Por último, la comunicación a distancia en ambientes ruidosos y acústicamente activos también impone límites a la estructura de los cantos que pueden ser usados por las aves.

La existencia de variación geográfica en la estructura del canto de aves con aprendizaje vocal es un hecho bien conocido. En algunos casos dicha variación ha sido vinculada a las características del hábitat. Por ejemplo, estudios sobre varias especies de Passeriformes han mostrado que poblaciones de áreas boscosas poseen cantos con frecuencias más graves y anchos de banda más reducidos (cantos tonales, no modulados) que poblaciones de zonas abiertas (Wasserman 1979, Hunter y Krebs 1979, Shy 1983, Anderson y Conner 1985). En estudios donde se compararon comunidades complejas de aves también se encontraron diferencias entre hábitats, con cantos graves y tonales en zonas boscosas (Chappuis 1971, Morton 1975, Wiley 1991). Se ha postulado que tal variación en la estructura del canto sería adaptativa para la comunicación a distancia (Morton 1975, Ryan y Brenowitz 1985) e incluso se ha sugerido que el aprendizaje vocal jugaría un papel esencial para ajustar la señal a las propiedades acústicas de los diferentes ambientes naturales (Hansen 1979, Nottebohm 1985). Esto sería una consecuencia de la necesidad de los pichones de escuchar los cantos que deberán copiar y a que el ambiente absorbe y degrada los cantos mal diseñados, dejando solamente los bien adaptados como potenciales modelos.

Si el proceso de aprendizaje vocal juega un papel importante en la adaptación del canto al ambiente uno esperaría encontrar un patrón de variación distinto en las especies que poseen cantos innatos.

En consecuencia, el cuarto y último objetivo de este trabajo fue analizar si existe una relación entre las frecuencias acústicas del canto y el hábitat de las especies de palomas una vez que los efectos del peso y la filogenia fueron eliminados.

MATERIALES Y METODOS

Todos los análisis se realizaron sobre grabaciones de los cantos de las especies de palomas pertenecientes a los géneros *Columbina*, *Claravis*,

Uropelia, *Starmoenas*, *Scardafella*, *Zenaida*, *Leptotila* y *Geotrygon*, obtenidos de grabaciones de Hardy et al. (1989), del Cornell Laboratory of Ornithology (USA) y del National Sound Archive Wildlife Section (Gran Bretaña). La muestra incluyó los cantos de 44 de las 51 especies de palomas americanas, ya que no existen registros de las especies *Columbina cyanopis*, *Claravis godefrida*, *Metriopelia ceciliae*, *Metriopelia morenoi*, *Metriopelia aymara*, *Ectopistes migratorius* y *Leptotila conoveri*. Los cantos fueron digitalizados y transformados en sonogramas con el software ADDA 16 y Canary v.1.2.

En general las palomas presentan cuatro tipos de vocalizaciones emitidas en contextos diferentes, aunque es posible encontrar especies que sólo presenten alguna de las formas. Los cantos se pueden clasificar en “advertising call”, “display call”, “distress call” y “excitement call” (Goodwin 1983). El “advertising call” es considerado homólogo al canto de los Passeriformes (Nottebohm y Nottebohm 1971) y por lo tanto será utilizado para los análisis del presente trabajo.

La primer parte del trabajo consistió en analizar la variabilidad del canto en un mismo individuo y para individuos pertenecientes a una misma especie. El análisis se realizó sobre los cantos de diversos individuos de las especies *Leptotila rufaxilla*, *Scardafella squammata* y *Scardafella inca*.

En los sonogramas del canto de cada individuo se midieron las siguientes variables: las frecuencias máximas y mínimas (MAX y MIN, respectivamente), la frecuencia enfatizada (ENF, la frecuencia con mayor amplitud en el canto), el ancho de banda ($BAND = MAX - MIN$) y la duración de la vocalización (DUR) (Fig.2a).

Para determinar la variabilidad del canto de un individuo se midieron las variables anteriormente mencionadas en al menos 10 cantos de cada individuo. Se analizaron 12 individuos de la especie *Leptotila rufaxilla*, 2 individuos de la especie *Scardafella squammata* y 5 individuos de la especie *Scardafella inca*. Para cada uno se calculó el coeficiente de variación de cada variable.

Por otro lado se determinó la variabilidad del canto dentro de la especie. En este caso se efectuaron mediciones de cada variable en un canto por individuo. Se incluyeron en este estudio 21 individuos de la especie *Leptotila rufaxilla*, 5 individuos de la especie *Scardafella squammata* y 11 individuos de

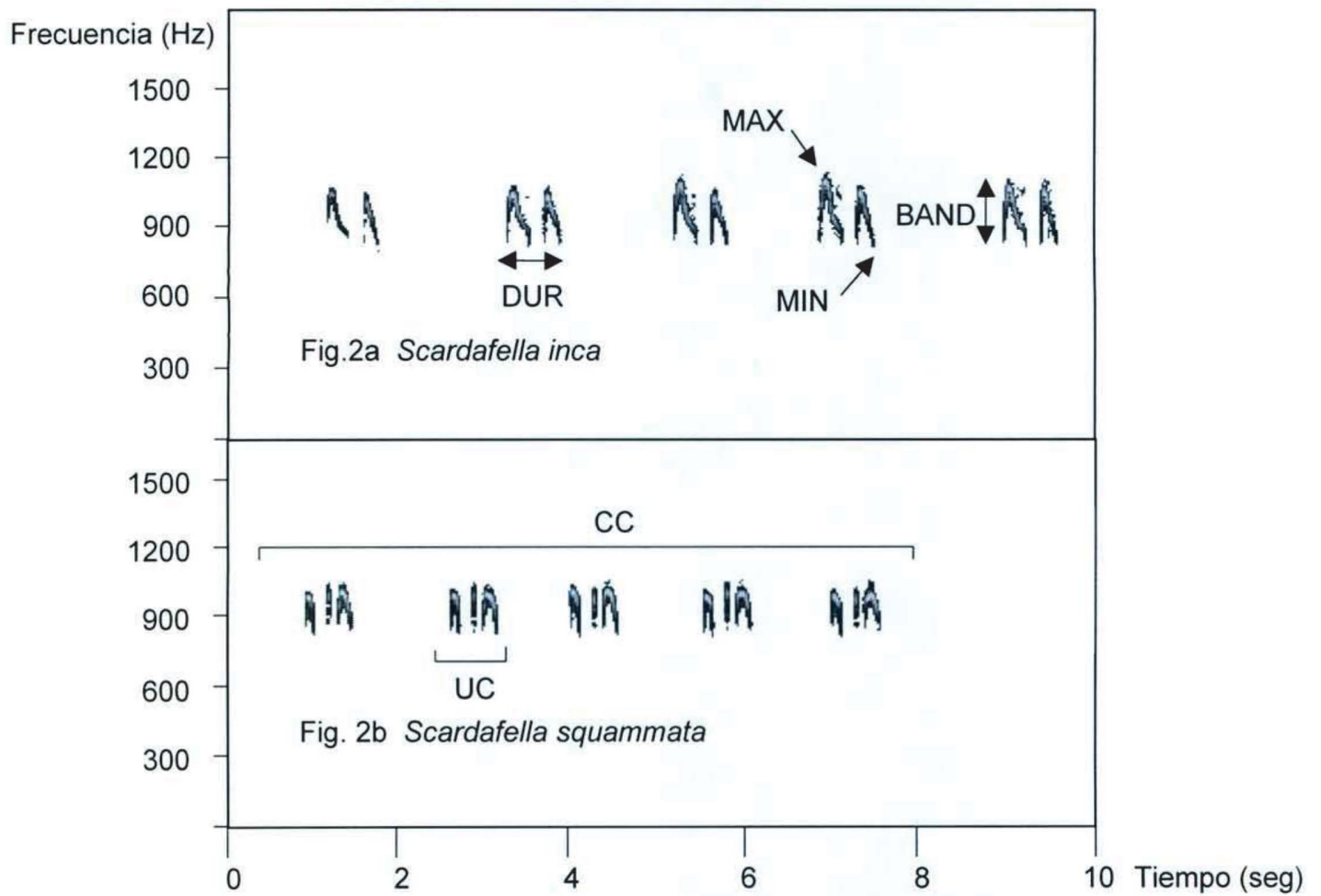


Figura 2. Sonogramas de los cantos de *Scardafella inca* y *Scardafella squammata*. Se indican las variables medidas sobre los cantos.

la especie *Scardafella inca*. Para cada una de las tres especies se calcularon los coeficientes de variación de las 5 variables. Es importante resaltar en este punto que se procuró incluir en el análisis grabaciones provenientes de diferentes regiones a fin de poner de manifiesto la posible existencia de patrones de variación geográfica.

Además, para apreciar mejor la variación del canto entre individuos y especies se realizó un análisis de componentes principales sobre los logaritmos de las variables originales. Este procedimiento resume la variación del conjunto original de datos en un número reducido de nuevas variables (factores) que son independientes entre sí.

En la segunda parte del trabajo se analizó la información filogenética contenida en el canto haciendo una comparación entre la filogenia propuesta por Goodwin (1983) en base a caracteres morfológicos, principalmente del plumaje y anatómicos, y un árbol construido en base a características del canto.

Este estudio se realizó con 25 de las 44 especies de palomas, seleccionadas por la calidad del sonograma, ya que sonogramas con mucho ruido de fondo en la grabación podrían introducir errores en las mediciones por su baja relación señal/ruido.

Una dificultad que surge para construir el árbol de canto es encontrar una medida de similitud confiable para la comparación de los sonogramas. Aquí se utilizó la rutina de correlación del programa Canary v. 1.2 que compara las intensidades para cada frecuencia entre pares de sonogramas. Dicho proceso se repite para diferentes grados de superposición de ambos sonogramas a lo largo de todo su rango temporal. Este procedimiento arroja valores de correlación para cada punto de superposición, equivaliendo una correlación de 0 a una similitud nula y una correlación de 1 a una similitud total. Se consideró al valor de máxima correlación como el valor de similitud entre dos cantos (VS). Los valores de distancia entre cantos se calcularon como $1 - VS$ y se utilizaron para construir el árbol de canto con el método neighbor-joining del software Phylip v.3.5 (Felsenstein 1989). La inclusión de la especie *Columba fasciata* como outgroup determinó la posición de la raíz en el árbol.

Fueron dos los árboles que se construyeron en base al canto: en uno de ellos se analizaron fragmentos de canto de 8 segundos (de aquí en más definido como canto completo o CC) y en el otro se analizó únicamente la unidad que compone el canto (UC), es decir, la estructura básica que se repite, que puede constar de una nota o de varias, como en el caso del género *Scardafella* (Fig.2b). Para la construcción del primer árbol, el sonograma puede incluir un número variable de UC, que dependerá de la duración de las UC y del intervalo entre UC que presente cada especie. Para la construcción del segundo árbol, la correlación será sensible únicamente a la estructura de las notas y no se verá afectada por el factor temporal del canto, es decir, a la tasa de repetición de UC.

La congruencia entre los árboles de canto y el árbol morfológico se analizó con el programa Component v. 2.0. Este programa arroja valores de distancia entre árboles medidos en tripletes y cuartetos. La distancia en tripletes indica el número de subárboles mínimos (de tres especies) para los que difirieron ambos árboles, mientras que la distancia en cuartetos indica el número de redes mínimas ("networks" de cuatro especies) para los que difirieron ambos árboles. Una diferencia importante entre ambas medidas es que la primera es sensible a la posición de la raíz de los árboles que se comparan, mientras que la segunda no lo es. Para evaluar la significación estadística de estos valores se calcularon las distancias entre el árbol morfológico y 1000 árboles contruídos al azar (árboles markovianos). El modelo markoviano supone una tasa constante de especiación, en forma estrictamente dicotómica, en la que cada rama tiene la misma probabilidad de bifurcación. Además, no considera la posibilidad de extinción. Si las distancias entre el árbol de canto y la filogenia morfológica eran menores al 95% de los valores de distancia de la población de árboles aleatorios, se concluyó que ambos árboles eran más congruentes que lo esperado por azar.

En la última parte del trabajo se analizó si la evolución de la estructura del canto estaba correlacionada con otros factores como el peso corporal y el hábitat.

A este estudio se incorporaron todas las especies de palomas americanas de las que se disponían grabaciones, resultando una muestra de

44 especies. En primer lugar se analizó mediante el método comparativo de contrastes filogenéticamente independientes la existencia de una correlación entre la estructura del canto y el peso corporal. Para cada especie se midieron las variables MAX, MIN, BAND y ENF en los sonogramas, mientras que los datos de peso corporal fueron obtenidos de Dunning (1993) y completados en algunos casos con datos suministrados por diferentes ornitólogos (Tabla 1). No fue posible obtener información sobre los pesos de las especies *Uropelia campestris* y *Leptotila pallida*, por lo cual no pudieron ser incluidas en el análisis comparativo, aunque fueron consideradas para la definición de la longitud de las ramas, la profundidad de los nodos y la estimación de los estados ancestrales. Tampoco fue incluida en el análisis comparativo la especie *Zenaida galapagoensis*, por ser dudosa su posición filogenética.

El estudio comparativo se realizó sobre la filogenia propuesta por Goodwin (1983) (Fig.1). Para reducir el error que surge del desconocimiento preciso de los estados ancestrales se efectuó otro análisis que solamente incluyó los pares de especies más emparentados. Este test es equivalente a considerar la filogenia sólo a su nivel jerárquico inferior (Felsenstein 1988, Harvey y Pagel 1991, Harvey y Purvis 1991) y se redujo a 13 pares de especies. Se excluyó el par *Geotrygon versicolor* y *Geotrygon caniceps* de este análisis debido a que las dos muestras de canto de *G. caniceps* eran muy distintas (Tabla 1). Otras fuentes de información que fueron consideradas para elegir los pares de especies más emparentados a comparar fueron: Whitman (1919), Goodwin (1958, 1959), Johnston (1961), Baptista et al. (1983) y Blockstein y Hardy (1989).

El estudio comparativo se realizó con el método de contrastes filogenéticos independientes (Felsenstein 1985), que se basa en una comparación de las variables en las especies hermanas (especie 1 y especie 2). Cada comparación produce una nueva variable, llamada "contraste", que resulta de la diferencia entre el valor de la variable en la especie 1 y en la especie 2. Estos contrastes son independientes entre pares de especies, ya que la diferencia resultará de la divergencia evolutiva a partir de un ancestro común. La asociación entre los contrastes pertenecientes a las variables del canto y al peso se analizó con un modelo de regresión lineal simple con

Tabla 1. Datos utilizados en el análisis comparativo entre el peso corporal y las frecuencias acústicas del canto.

Especie	MAX (Hz)	MIN (Hz)	ENF (Hz)	BAND (Hz)	Peso (g)	Hábitat ^a	Posición filogenética ^b
<i>Columbina talpacoti</i>	527	429	527	98	46.5	abierto	AAAAAAA
<i>Columbina buckleyi</i>	606	503	566	103	57.5	mixto	AAAAAAB
<i>Columbina cruziana</i>	2,291	548	1,427	1,743	41.2	abierto	AAAAABA
<i>Columbina picui</i>	527	420	527	107	50.0	abierto	AAAAABB
<i>Columbina minuta</i>	589	459	586	130	33.2	abierto	AAAAABA
<i>Columbina passerina</i>	702	589	664	113	30.1	abierto	AAAAABB
<i>Columbina cyanopsis</i>	ND	ND	ND	ND	ND	abierto	AAAB
<i>Claravis mondetoura</i>	427	332	410	95	89.7	cerrado	AABAA
<i>Claravis godefrida</i>	ND	ND	ND	ND	ND	cerrado	AABAB
<i>Claravis pretiosa</i>	467	409	449	58	67.3	mixto	AABB
<i>Scardafella inca</i>	1,057	762	1,054	295	47.5	abierto	AACA
<i>Scardafella squammata</i>	1,031	694	976	337	54.2	abierto	AACB
<i>Uropelia campestris</i>	1,273	885	1,269	388	ND	abierto	AAD
<i>Metriopelia ceciliae</i>	ND	ND	ND	ND	ND	abierto	AAEAA
<i>Metriopelia morenoi</i>	ND	ND	ND	ND	ND	abierto	AAEAB
<i>Metriopelia aymara</i>	ND	ND	ND	ND	ND	abierto	AAEB
<i>Metriopelia melanoptera</i>	2,254	1,521	2,049	733	113.0	mixto	AAEC
<i>Zenaida aurita</i>	645	484	508	161	159.0	mixto	ABAA
<i>Zenaida galapagoensis</i>	239	180	215	59	100 ^c	mixto	
<i>Zenaida graysoni</i>	565	400	449	165	192.0	abierto	ABABAA
<i>Zenaida macroura</i>	737	466	527	271	123.0	mixto	ABABAB
<i>Zenaida auriculata</i>	570	313	566	257	114.0	abierto	ABABB
<i>Zenaida asiatica</i>	786	530	684	256	153.0	mixto	ABBA
<i>Zenaida meloda</i>	566	377	488	189	216.0	abierto	ABBB
<i>Ectopistes migratorius</i>	ND	ND	ND	ND	ND	mixto	ABC
<i>Geotrygon chrysis</i>	408	340	352	68	171.0	mixto	BAAAAAA
<i>Geotrygon mystacea</i>	387	358	371	29	230.0	mixto	BAAAAAB
<i>Geotrygon violacea</i>	567	508	508	59	97.8	cerrado	BAAAAAB
<i>Geotrygon montana</i>	367	313	332	54	115.0	cerrado	BAAAB
<i>Geotrygon linearis</i>	508	469	508	39	245.0	cerrado	BAABAA
<i>Geotrygon albifacies</i>	373	271	332	102	316.0	cerrado	BAABAB
<i>Geotrygon chiriquensis</i>	365	296	352	69	308.0	cerrado	BAABAC
<i>Geotrygon frenata</i>	333	309	313	24	311.0	cerrado	BAABB
<i>Geotrygon versicolor</i>	430	290	430	140	225.0	cerrado	BABAAA
<i>Geotrygon caniceps</i>							
(canto 1)	299	256	273	43	210.0	cerrado	BABAAB
(canto 2)	375	303	371	72	210.0		
(canto 2 ^d)	780	303	703	477	210.0		
<i>Geotrygon veragua</i>	433	355	433	78	155.0	cerrado	BABAB
<i>Geotrygon saphirina</i>	1,230	940	1,172	290	203.0	cerrado	BABBA
<i>Geotrygon goldmani</i>	586	334	391	252	258.0	cerrado	BABBBBA
<i>Geotrygon lawrencii</i>	858	602	743	256	220.0	cerrado	BABBBB
<i>Geotrygon costaricensis</i>	332	271	313	61	320.0	cerrado	BABBBBC
<i>Stamoenas cyanocephalus</i>	596	452	488	144	242.0	cerrado	BAC
<i>Leptotila verreauxi</i>	527	389	469	138	153.0	mixto	BBAA
<i>Leptotila megalura</i>	430	390	430	40	218.0	cerrado	BBAB
<i>Leptotila ochraceiventris</i>	546	361	469	185	146.0	cerrado	BBBA
<i>Leptotila conoveri</i>	ND	ND	ND	ND	ND	mixto	BBBB
<i>Leptotila cassini</i>	496	441	488	55	159.0	mixto	BBBC
<i>Leptotila rufaxilla</i>	758	547	566	211	157.0	cerrado	BBCAAA
<i>Leptotila wellsii</i>	488	411	461	77	200.0	mixto	BBCAAB
<i>Leptotila plumbeiceps</i>	338	257	312	81	170.0	mixto	BBCAB
<i>Leptotila pallida</i>	511	467	488	44	ND	mixto	BBCB
<i>Leptotila jamaicensis</i>	505	392	449	113	160.0	mixto	BBCC

^a Basado en Parker III et al. 1996.^b Según Goodwin 1983, y acorde a la convención de Purvis y Rumbaut 1995.^c Valor aproximado, según Grant 1986.^d Incluye el primer armónico.

ND: dato no disponible.

ordenada al origen = 0 para la filogenia completa, y con un test binomial para los pares de especies más emparentados.

Para calcular los valores ancestrales en la filogenia se usaron dos modelos: el modelo de "random walk" y el modelo "puntuado" (Harvey y Purvis 1991). El primer modelo asume una tasa de cambio constante (modelo de reloj molecular) y una dirección de cambio aleatoria, mientras que el segundo modelo asume que los cambios ocurrieron en cada nodo del árbol. Detalles de como se calculan los estados ancestrales se pueden encontrar en Felsenstein (1985).

Los análisis fueron realizados con el software CAIC v.2.0 (Purvis y Rumbaut 1995) que utiliza la metodología mencionada en los párrafos previos.

Como los datos del canto y del peso no provenían del mismo individuo y los últimos fueron estimados a partir de un número variable de individuos (entre 1 y 284 según la especie), se puso a prueba la robustez del análisis variando en $\pm 10\%$ los valores del canto y del peso en forma independiente. Para una muestra de 41 especies el número aproximado de matrices posibles es de $4,8 \times 10^{24}$. Aquí se crearon 10 matrices adicionales incrementando o disminuyendo los valores de cada especie al azar y se repitió el análisis de contrastes independientes.

Finalmente se realizó un análisis comparativo entre las variables del canto y el hábitat que frecuenta cada especie. Los datos del hábitat se obtuvieron de Parker et al. (1996) y fueron clasificados en tres categorías: cerrado, que incluye los ambientes de selva tropical, bosques perennes de montaña y bosques de ribera; mixto, que incluye los límites de los bosques y los bosques tropicales caducifolios; y abierto, que incluye todos los ambientes no boscosos, según Stotz et al. (1996) (ver Tabla 1). Para el análisis comparativo estos tres ambientes fueron categorizados como 2, 1 y 0 respectivamente. A pesar de que la clasificación es muy general y cada categoría incluye ambientes que no son totalmente similares, tiene la información ecológica suficiente como para mostrar posibles tendencias en la estructura de los cantos. Además, la utilización de tres categorías en lugar de dos permitió obtener un número suficiente de contrastes independientes como para analizar los datos estadísticamente con el test binomial.

Todos los análisis estadísticos fueron realizados a partir de la transformación logarítmica de los valores originales.

RESULTADOS

Los cantos de las palomas americanas son variados en cuanto a su frecuencia y a su estructura (Fig.3). Por ejemplo, el género *Scardafella* (Fig.2) posee un canto de frecuencias mínimas mayores a los 700 Hz con una UC de más de una nota, que además son moduladas. Por el contrario, el género *Columbina* (Fig.3) tiene una frecuencia menor y la UC compuesta por una nota modulada que tiene una alta tasa de repetición, es decir que el tiempo entre nota y nota es muy corto. Los cantos de los géneros *Zenaida* y *Leptotila* tienen una UC compleja, que puede consistir desde una a cuatro notas (Fig.3). Estas notas pueden o no estar moduladas y tener duraciones y frecuencias variables. Por último, el género *Geotrygon* posee una estructura del canto más simple, con la UC compuesta por una nota y con frecuencias acústicas en general más bajas que los demás géneros (Fig. 3 y Fig.11).

VARIABILIDAD DEL CANTO

La variabilidad del canto en cada individuo resultó ser muy baja. La Tabla 2a muestra los valores del coeficiente de variación para cada variable en el canto de los individuos analizados. Se observa que las frecuencias acústicas del canto (MAX, MIN y ENF) tienen una variabilidad muy baja siendo nula en algunos individuos. Es probable que este valor no sea exactamente nulo en la realidad, pero la diferencia cae dentro del mínimo rango de resolución del programa que son 20 Hz. Al mismo tiempo, la duración de las UC resulta muy estable, con un coeficiente de variación máximo de 6,5%. La única variable que resultó menos estable es el ancho de banda (BAND), con un coeficiente de variación que puede llegar al 20%. Esto se explica parcialmente por el hecho de que la variable BAND resulta de la resta de otras dos variables (MAX y MIN) y los desvíos estándar de ambas variables se suman, y porque además el desvío resultante es dividido por un valor menor de la media.

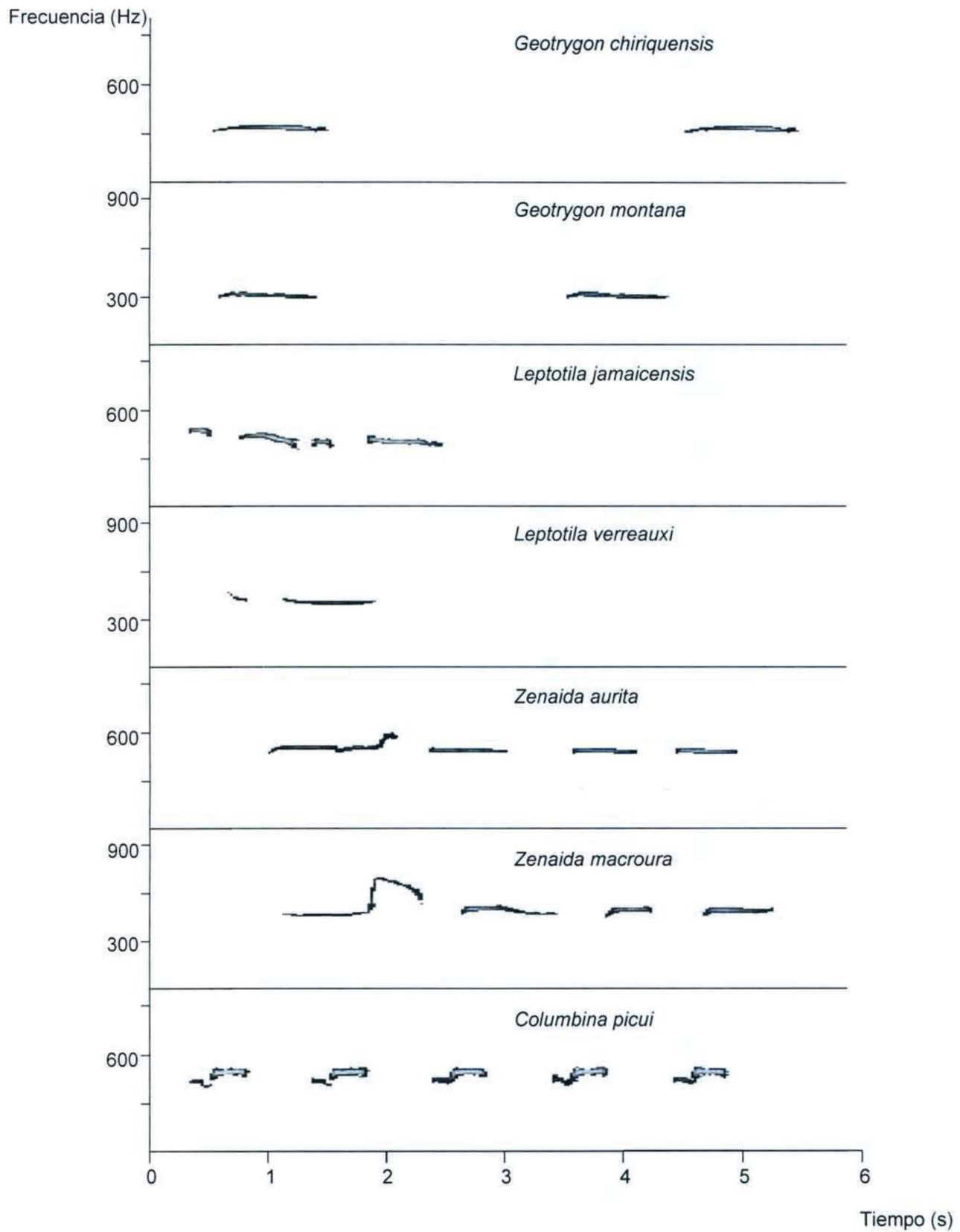


Figura 3. Sonogramas de los cantos de diversas especies de palomas americanas

Tabla 2a. Coeficientes de variación que presentan las variables del canto en cada individuo (sólo se incluyeron individuos para los que se disponía de 10 o más UC)

	DUR	BAND	MAX	MIN	ENF	N
<i>Leptotila rufaxilla</i>						
1	6.34	20.08	4.21	0	0	18
2	6.19	0	0	0	0.08	16
3	3.79	0	0	0	0.11	12
4	5.37	0	0	0	0	16
5	2.35	0	0	0	0	11
6	4.85	0	0	0	0	14
7	3.73	0	0	0	0	11
8	2.92	0	0	0	0	16
9	4.4	14.78	2.07	0	1.25	11
10	4.7	0	0	0	0.24	12
11	3.52	0	0	0	1.72	15
12	3.67	17.51	0	2.22	0	10
<i>Scardafella inca</i>						
1	2.67	3.62	0.94	2.17	3	12
2	4.04	15.91	1.03	5.59	3.2	15
3	2.73	8.86	2.32	2.34	3.35	10
4	2.02	8.89	0.6	3.22	0.06	15
5	1.98	21.06	4.62	7.74	6.18	10
<i>Scardafella squammata</i>						
1	2.19	7.74	1.39	5.01	0.93	13
2	0.26	8.33	0.2	3.92	0.64	11

Tabla 2b. Coeficientes de variación que presentan las variables del canto en cada especie

	DUR	BAND	MAX	MIN	ENF	N
<i>Leptotila rufaxilla</i>	16.24	19.88	14.00	15.63	13.77	21
<i>Scardafella inca</i>	7.6	18.25	5.7	6	3.5	11
<i>Scardafella squammata</i>	6.36	19.74	3.43	11.51	2.6	5

Tabla 2c. Coeficientes de variación que presentan las variables del canto entre las especies de palomas americanas (la variable DUR no se incluyó pues no fue medida para todas las especies)

Entre especies	BAND	MAX	MIN	ENF	N
	141.92	64.79	49.24	58.97	44

La Tabla 2b refleja los valores del coeficiente de variación interindividual para cada variable y especie analizada. Se observa que para las tres especies, *Leptotila rufaxilla*, *Scardafella squammata* y *Scardafella inca*, los valores resultan en general mayores a los encontrados para los individuos. En el caso de la especie *Leptotila rufaxilla* todas las variables superan el 10% con un valor máximo de 19% para BAND, en el caso de la especie *Scardafella squammata* los coeficientes de variación para MIN y BAND son superiores al 10% siendo BAND el valor mayor (18%), mientras que en *Scardafella inca* la única variable con un coeficiente de variación mayor al 10% es BAND con un valor del 19%. Los coeficientes de variación interespecífica para las 44 especies de palomas americanas analizadas (corresponden a las de la Tabla 1) se ilustran en la Tabla 2c y oscilan entre un 49 y un 141%.

Si se comparan estos valores con los coeficientes de variación intraespecífica para cada una de las variables (Tablas 2b y 2c) se observa que a pesar de que existe variación entre individuos de una misma especie ésta es siempre menor a la que habrá entre un individuo con otro de una especie diferente.

La Figura 4 también refleja esta situación: cada punto representa a un individuo y se ve claramente como todos los individuos pertenecientes a una especie quedan agrupados y separados de las otras especies. Se observa que aunque *Scardafella squammata* y *Scardafella inca* no difieren en el ancho de banda y en la frecuencia máxima, sí lo hacen en el número de notas utilizado en el canto. *Leptotila rufaxilla*, en cambio, difiere de las otras dos especies tanto en el número de notas como en la frecuencia máxima y el ancho de banda.

Por otro lado, el gráfico de la Figura 5 muestra los resultados del análisis de componentes principales para todos los cantos de los diferentes individuos de las dos especies más parecidas (cogenéricas) *Scardafella squammata* y *Scardafella inca*. Sobre la abscisa se graficó el factor 2, que varía inversamente al número de notas, y sobre la ordenada el factor 1, que correlaciona negativamente con la frecuencia máxima, la frecuencia enfatizada y el ancho de banda. En conjunto, ambos factores explican el 75.7% de la variación contenida en las variables originales (Tabla 3). Cada individuo está representado por la elipse de confianza del 95%. Se observa que las elipses de

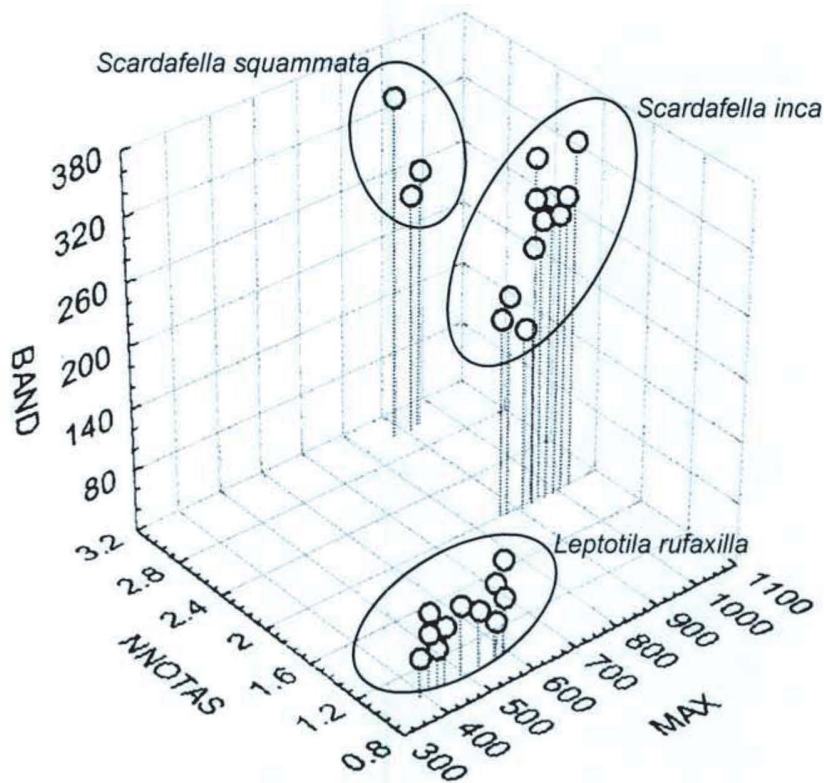


Figura 4. Individuos graficados por las características del canto (ancho de banda, número de notas de la UC y frecuencia máxima)

Nota: la nube de puntos correspondiente a *Leptotila rufaxilla* incluye 21 individuos y la de *Scardafella squammata* 5 individuos, pero algunos no pueden individualizarse por su elevada similitud. En cambio, los 11 individuos correspondientes a *Scardafella inca* pueden reconocerse.

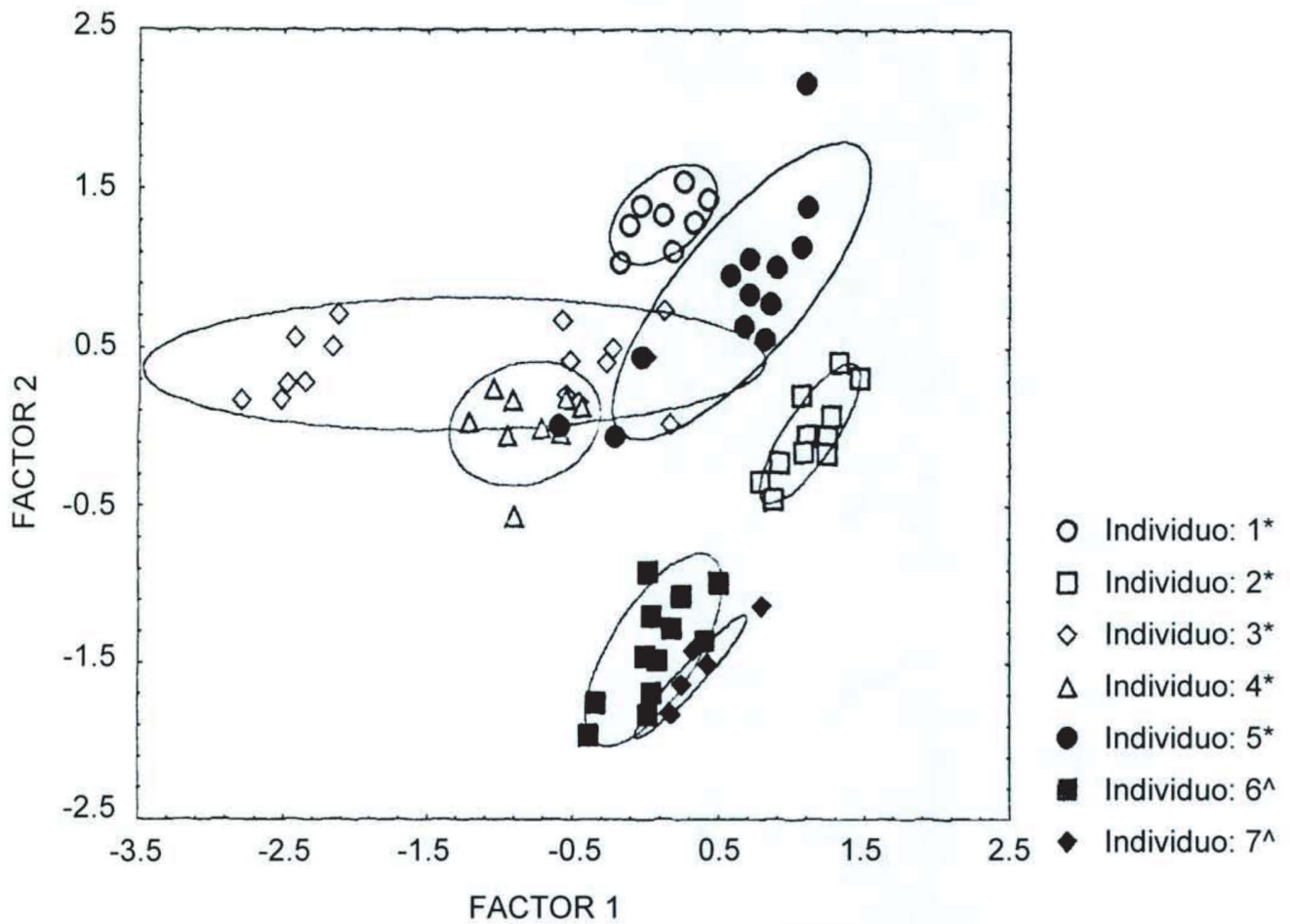


Figura 5. Resultados del análisis de componentes principales para las UCs de dos especies cogenéricas del género *Scardafella*. El factor 1 varía inversamente con MAX, ENF y BAND y el factor 2 varía inversamente con el número de notas (ver Tabla 3).

* Individuos pertenecientes a la especie *Scardafella inca*

^ Individuos pertenecientes a la especie *Scardafella squammata*

Tabla 3. Autovalores utilizados en el análisis de componentes principales

Variable	Factor 1	Factor 2
MAX	*.836437	.423556
MIN	.691234	.582284
ENF	*.884510	.221071
BAND	*.966621	-.147981
NNOTAS	.099382	*.859630
DUR	-.168208	-.533349
% Variación	48.871	26.877
* > .70000		

confianza de los individuos pertenecientes a la especie *Scardafella squammata* nunca tocan a las elipses de confianza de los individuos de *Scardafella inca*. El hecho de que se superpongan las elipses de confianza de los individuos pertenecientes a la misma especie indica que los cantos son muy parecidos entre ellos.

CONGRUENCIA ENTRE EL ÁRBOL MORFOLÓGICO Y LOS ÁRBOLES DE CANTO

La Figura 6 muestra la filogenia propuesta por Goodwin (1983) reducida para las especies analizadas y las Figuras 7a y 7b muestran los árboles de canto contruïdos a partir del CC y la UC, respectivamente.

Al comparar los árboles 7a y 7b se observa una alta congruencia y una agrupación similar de las especies, aunque en algunos casos las especies o grupos de especies no coincidan exactamente en su relación. Las especies pertenecientes al género *Geotrygon*, por ejemplo, ocupan una posición basal en ambos árboles, es decir más cercana al outgroup *Columba fasciata*. Esta posición se debe a las frecuencias acústicas bajas (entre 250 y 650 Hz) del canto, que se acerca a las frecuencias utilizadas por el outgroup (entre 280 y 420 Hz). Las especies del género *Geotrygon* con frecuencias acústicas más altas quedaron más cercanas a otros géneros que también emplean frecuencias mayores en sus cantos. A pesar de que la mayoría de las especies de *Geotrygon* hayan quedado agrupadas en ambos árboles, sus relaciones difieren. Por otro lado, los géneros *Zenaida* y *Leptotila* surgen de un mismo nodo en ambos árboles, aunque sus especies no guardan las mismas relaciones entre ellas (solamente la especie *Leptotila megalura* se encuentra fuera de este grupo en el árbol de la Figura 7a). En cuanto a los géneros *Columbina* y *Scardafella*, sus especies ocupan posiciones similares en los dos árboles. La especie *Claravis pretiosa*, en cambio, varía significativamente su posición, estando más cercana al género *Zenaida* en el árbol 7a y más cercana al género *Geotrygon* en el árbol 7b.

Si ahora se comparan los árboles de canto con el árbol de la Figura 6, se observa que aunque la congruencia no es total, el agrupamiento de las especies por el canto coincide ampliamente con las relaciones basadas en caracteres morfológicos. Con las características del canto quedan mayormente

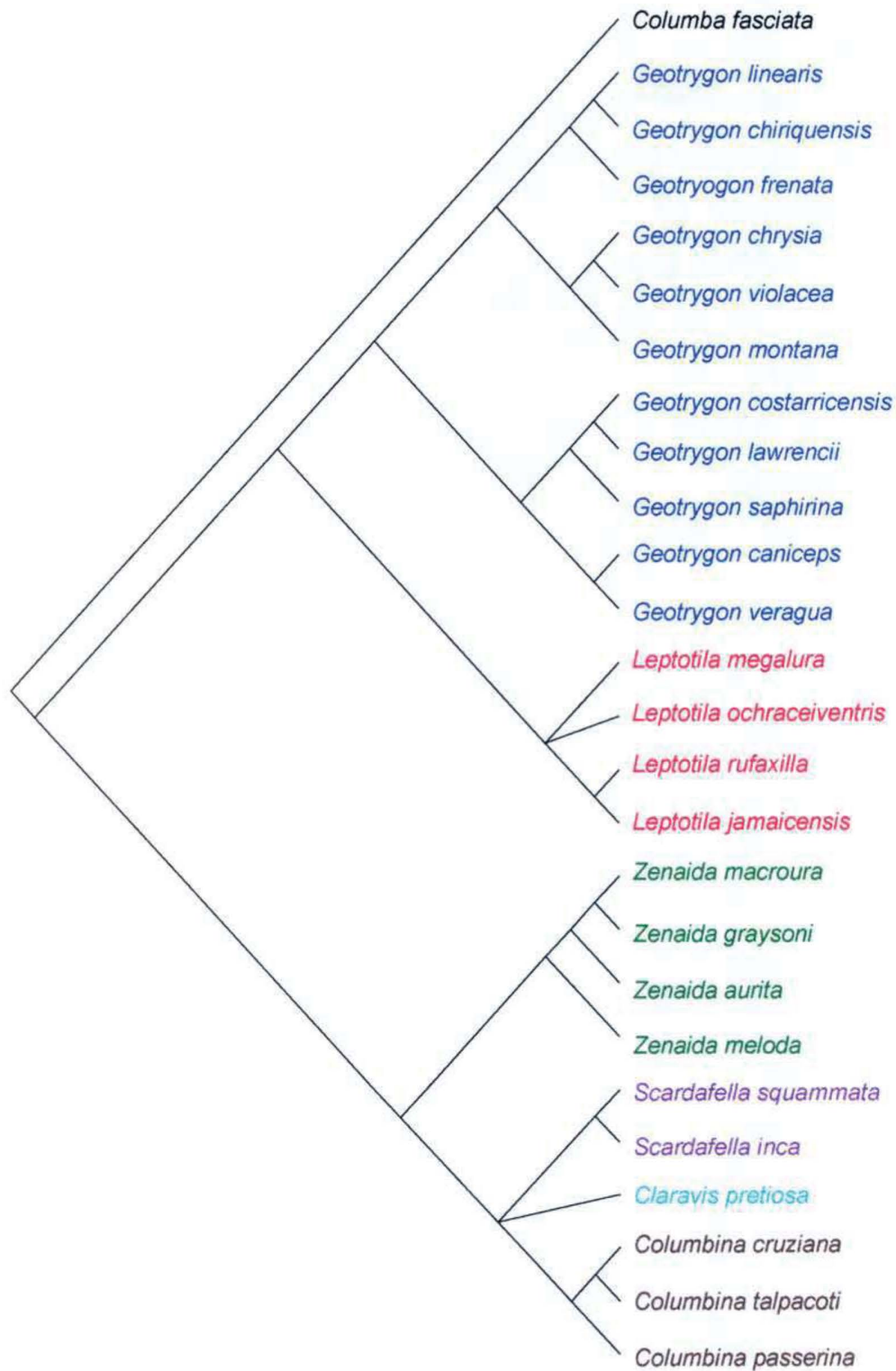


Figura 6. Árbol propuesto por Goodwin (1983) que refleja únicamente las especies analizadas

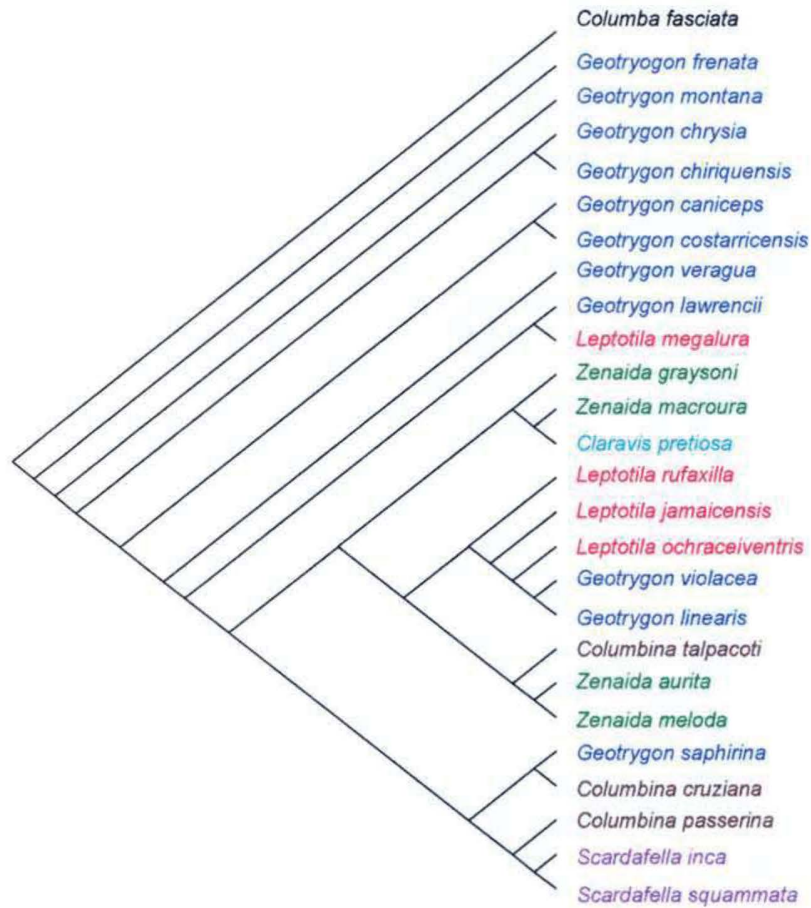


Figura 7a. Árbol construido en base a CC

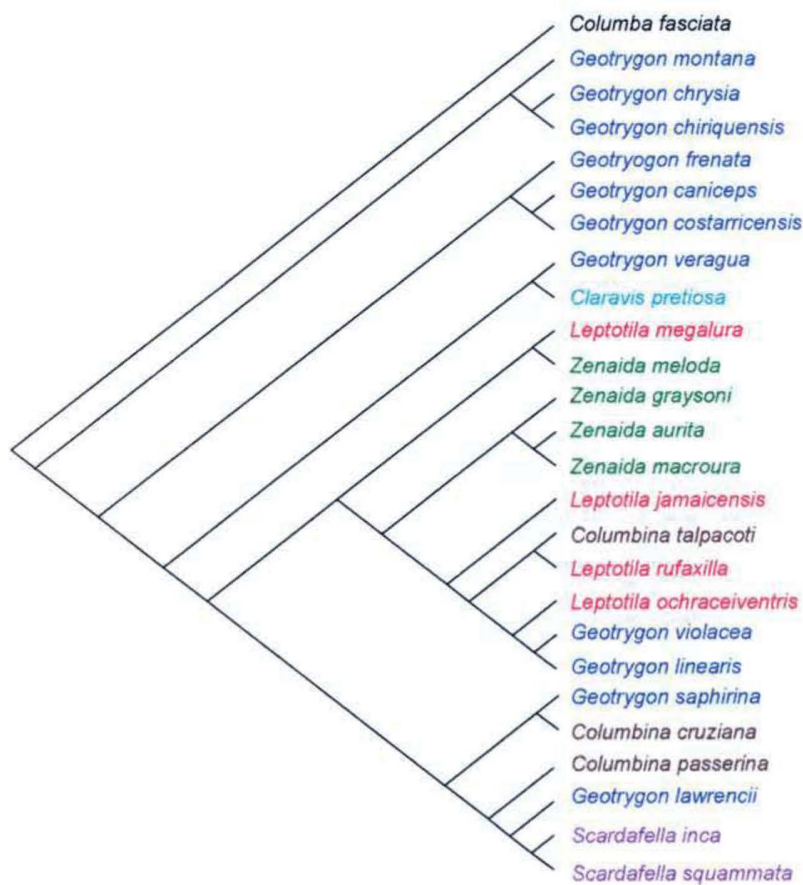


Figura 7b. Árbol construido en base a UC

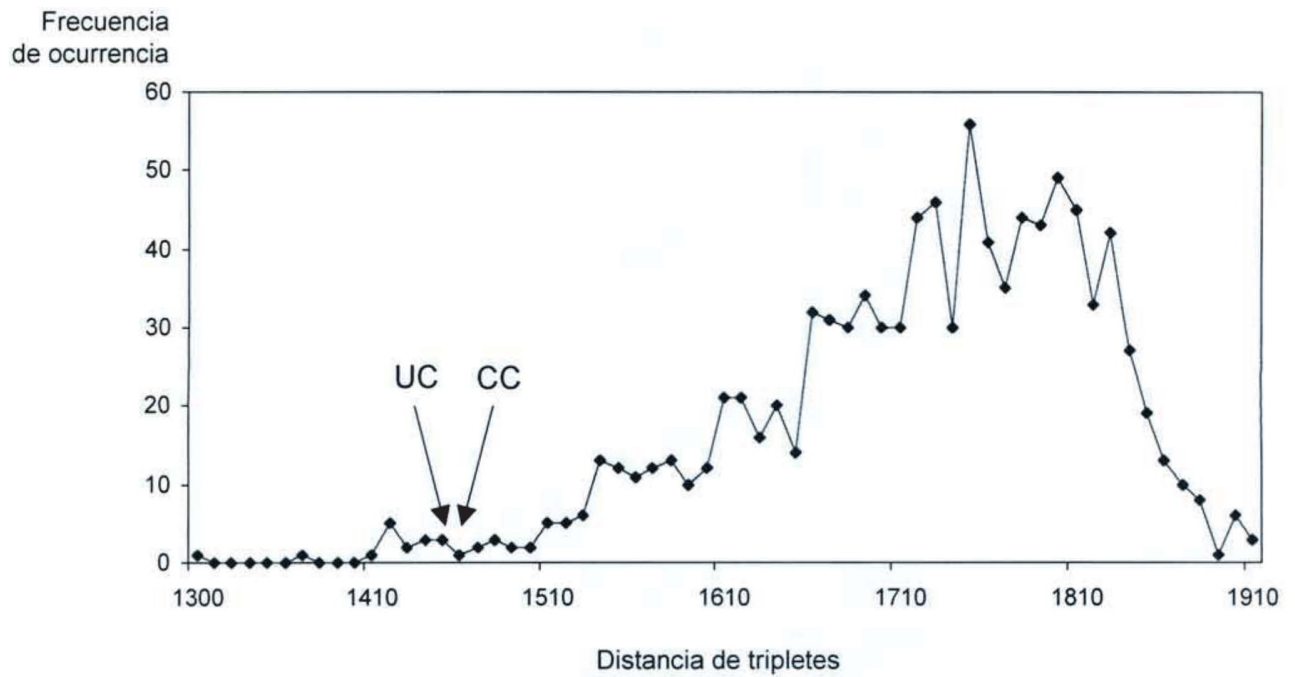


Figura 8. Valores de distancia en tripletes entre 1000 árboles al azar y el árbol morfológico de Goodwin (1983). UC: distancia entre el árbol de UC y el árbol morfológico, CC: distancia entre el árbol de CC y el árbol morfológico

agrupadas las especies pertenecientes al mismo género, aunque difieran en cuanto a las relaciones entre las especies. La mayor divergencia que se observa entre ambos árboles es la posición del género *Leptotila* que por el canto se ubica más cerca del género *Zenaida* y Goodwin lo ubica más cerca del género *Geotrygon*.

A pesar de estas diferencias, los árboles de canto y el árbol morfológico mostraron una congruencia significativamente mayor a la esperada por azar.

Los valores de distancia medidos en tripletes entre los árboles de canto y el árbol morfológico fueron de 1491 y 1499 para el UC y el CC, respectivamente. Estos valores resultaron significativamente menores a los valores de distancia obtenidos por la comparación del árbol morfológico con 1000 árboles construidos al azar (Fig. 8). Un resultado similar se encontró para la distancia medida en cuartetos, que fue de 8088 y 7577 para el UC y el CC, respectivamente. En ambos casos estas distancias fueron menores al 100% de las distancias obtenidas entre los árboles al azar y la filogenia de Goodwin.

CORRELACION EVOLUTIVA ENTRE LA ESTRUCTURA DEL CANTO Y EL PESO CORPORAL

Se encontró una correlación negativa significativa entre las frecuencias acústicas del canto y la masa corporal.

Debido a que los resultados de los análisis fueron iguales para los dos modelos de evolución empleados (random walk y puntuado), se presentarán únicamente aquellos obtenidos con el modelo random walk.

Para los contrastes entre el peso corporal y las variables MAX, MIN, ENF y BAND la pendiente de la recta de regresión fue negativa y significativa ($\beta \leq -0.39$, $F_{1,33} > 6.03$, $P < 0.02$, Fig. 9). Esto significa que en los pares de especies comparados la especie más pesada también posee MAX, MIN, ENF y BAND menores en su canto. Todas las regresiones de las diez réplicas de la matriz también resultaron negativas y en 25 de 40 tests (4 variables x 10 réplicas) la pendiente fue significativa.

Los estudios realizados en los 13 pares de especies más cercanas revelaron un exceso de contrastes negativos para la variable MAX asociados a contrastes positivos del peso corporal (Fig. 10, test binomial $P [x \leq 2] < 0.05$), indicando una correlación negativa entre el peso corporal y la frecuencia

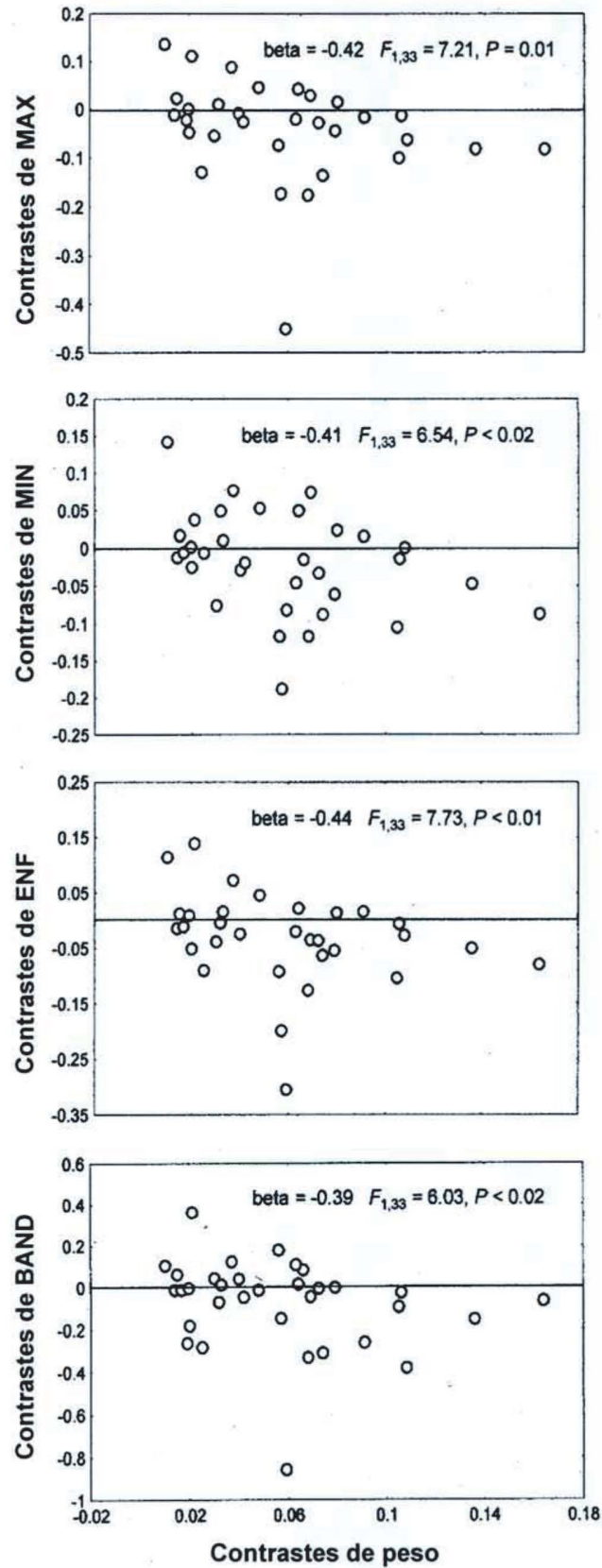


Figura 9. Contrastes estandarizados de peso corporal y frecuencias acústicas calculados usando la transformación logarítmica de las variables y el modelo "random walk" para la evolución de caracteres.

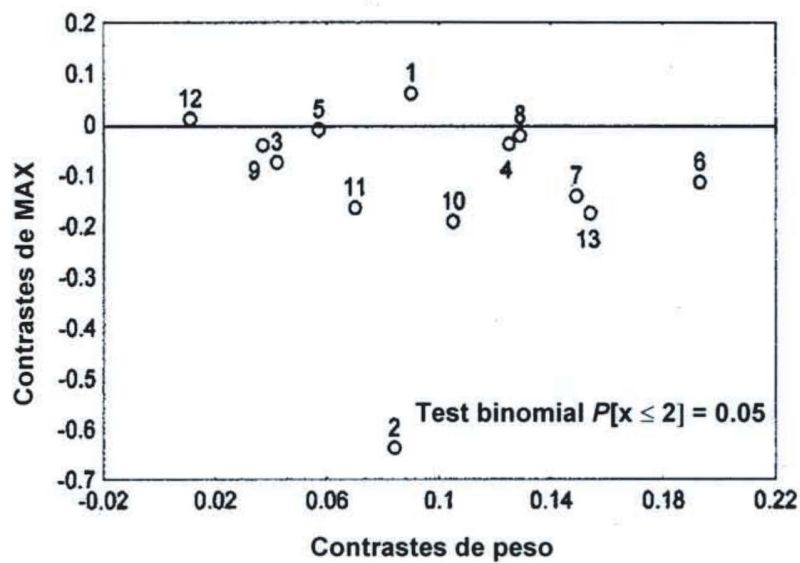


Figura 10. Contrastes no estandarizados de peso corporal y MAX para los 13 pares de especies más emparentados: 1: *Columbina buckleyi* - *C. talpacoti*; 2: *Columbina picui* - *C. cruziana*; 3: *Columbina minuta* - *C. passerina*; 4: *Claravis mondetura* - *C. pretiosa*; 5: *Scardafella squammata* - *S. inca*; 6: *Zenaida graysoni* - *Z. macroura*; 7: *Zenaida meloda* - *Z. asiatica*; 8: *Geotrygon mystacea* - *G. chrysia*; 9: *Geotrygon goldmani* - *G. lawrencii*; 10: *Geotrygon albifacies* - *G. chiriquensis*; 11: *Leptotila wellsi* - *L. rufaxilla*; 12: *Leptotila cassini* - *L. ochraceiventris*; 13: *Leptotila megalura* - *L. verreauxi*.

máxima. Este resultado fue independiente de los pares de especies elegidos para la comparación cuando existieron policotomías (*Geotrygon goldmani*, *G. lawrencii* y *G. costarricensis*; *G. albifacies*, *G. linearis* y *G. chiriquensis*).

CORRELACION ENTRE EL HABITAT Y LAS FRECUENCIAS DEL CANTO

Para analizar la correlación entre estas variables se eliminó el efecto de la masa corporal sobre las frecuencias del canto usando la recta de regresión entre sus respectivos contrastes. La metodología para eliminar la variación introducida por la masa corporal puede hallarse en Harvey y Pagel (1991) y Purvis y Rumbaut (1995). Los valores residuales de las frecuencias fueron comparados con el hábitat para 11 pares de especies que difieren en su hábitat. Diez de once contrastes positivos para MAX fueron positivos para el contraste de hábitat (test binomial $P[x \leq 1] = 0.01$), lo que indica que especies que viven en hábitat más cerrados tienen frecuencias máximas mayores. Para las variables ENF y BAND se encontraron 9 contrastes positivos asociados a contrastes positivos para el hábitat. Aunque estas relaciones sugieren que las especies que habitan ambientes más cerrados poseen una frecuencia enfatizada más alta y cantos con un rango de frecuencias mayor que las especies de ambientes abiertos, los test binomiales no fueron significativos. No se encontró una correlación entre la variable MIN y el hábitat.

DISCUSION

Estudios anteriores habían mostrado que el canto de las palomas es innato y estereotipado y no varía mucho entre los individuos de una especie. Esto no significa que no exista variación alguna dentro de una especie. Por ejemplo, Ten Cate (1992) encontró variaciones sutiles en el canto de *Streptopelia decaocto* y Fraga (1983) y Hitchcock et al. (1988) registraron variación interindividual para algunas especies de palomas americanas. En la mayoría de los casos esta variación permite reconocer a los individuos por sus vocalizaciones y es probable que las aves sean capaces de reconocerse sólo a través del canto (Goodwin 1983). También se ha mencionado que las vocalizaciones de *Columbina passerina* (Howell y Webb 1995), *Columba*

subvinacea (Ridgely 1996), *Leptotila jamaicensis* (Hardy et al. 1989) y *Leptotila rufaxilla* (D. Blockstein, com. pers.) varían geográficamente.

El presente trabajo muestra que a pesar de que existe cierta variabilidad entre los cantos de los individuos, ésta es menor a la diferencia que existe entre el canto de distintas especies. Esto indica que las especies de palomas americanas pueden ser caracterizadas por su canto (frecuencias acústicas, número de notas, modulación de las notas, tasa de repetición de las UC) así como son caracterizadas por sus rasgos morfológicos.

La existencia de información filogenética en la estructura del canto se ve reflejada en la alta congruencia existente entre los árboles de canto y el árbol morfológico. El agrupamiento de las especies más emparentadas en los árboles de canto indica que las especies más cercanas filogenéticamente poseen cantos con estructuras similares y que sus cantos difieren de los de las especies con las cuales comparten ancestros comunes más lejanos, tal como se ve en la Figura 3. Sin embargo, existen especies que en los árboles de canto no se agrupan con las especies que son consideradas más cercanas por sus caracteres morfológicos. Estas incongruencias con el árbol morfológico se pueden deber a dos causas: por un lado, a que cantos estructuralmente similares difieren en sus frecuencias acústicas (Fig. 11). Este factor provoca una menor superposición entre los sonogramas y por consiguiente una disminución del valor de correlación, a pesar de que su estructura sea similar. Esta es la causa por la cual *Geotrygon violacea*, *Geotrygon linearis* y *Geotrygon saphirina* con frecuencias superiores a los 500 Hz no quedaron agrupadas con las demás especies del género, que oscilan alrededor de los 300-400 Hz (Tabla 1). Una explicación similar sería aplicable a *Leptotila megalura*, que con una frecuencia que ronda los 400 Hz, queda más alejada de las demás Leptotilas que poseen frecuencias acústicas superiores a los 500 Hz (Tabla 1). Por otro lado, se puede deber a la tasa de repetición de las UC, es decir, al tiempo transcurrido entre la emisión de cada UC. Cuando no se considera el factor temporal y se analiza únicamente la UC, *Geotrygon lawrencii* queda agrupada con las Scardafellas y las Columbinas, con las que comparte el rango de las frecuencias acústicas, mientras que cuando se

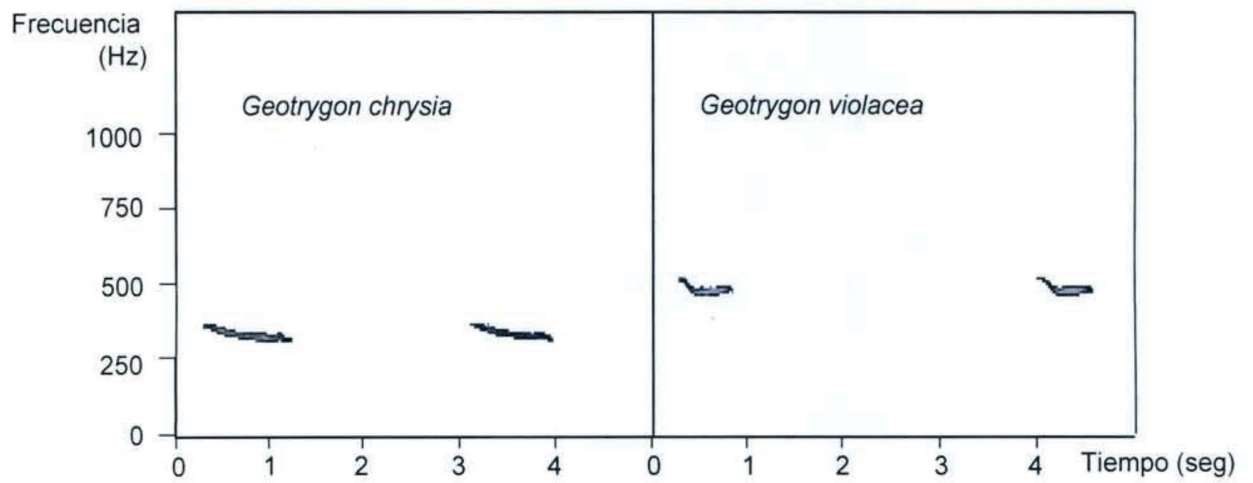


Figura 11. Sonogramas de los cantos de dos especies pertenecientes al género *Geotrygon*. Poseen una estructura similar de la UC, pero con diferente frecuencia acústica.

incluye en el análisis la tasa de repetición de las notas en el canto, *Geotrygon lawrencii* queda más cercana a las especies del mismo género.

El hecho de que en las palomas americanas el canto sea un buen indicador de la posición filogenética de las especies nos indica que este cambia a medida que evolucionan las especies. Una posibilidad es que este cambio esté ligado en parte a la variación del peso corporal de las especies a lo largo de la evolución. Esta posibilidad está apoyada por la existencia de una correlación negativa y significativa entre el peso corporal y las frecuencias acústicas del canto que ha sido puesta de manifiesto en este estudio. Sin embargo, los cambios en la estructura de la UC no pueden ser explicados por este factor, dado que no se conoce ningún antecedente o causa fisiológica por la cual el peso corporal afectaría el número de elementos o la forma general de la modulación de las UC y su duración. Esto lleva a pensar que los cambios en la estructura de los cantos que acompañaron al proceso de especiación en las palomas americanas podrían estar vinculados a factores tales como las preferencias sexuales y el reconocimiento de pareja y podrían haber contribuido directamente al proceso de cladogénesis (Ryan 1998).

La correlación entre las frecuencias y el peso fue robusta aún cuando se variaron las hipótesis sobre la evolución de caracteres y los valores de peso corporal y canto. En una situación ideal este estudio debería ser realizado con los datos de peso y de canto pertenecientes al mismo individuo, pero dado que los individuos que son grabados casi nunca son capturados y medidos es imposible obtener estos datos. Para incluir el factor de la variabilidad, se realizaron variaciones de $\pm 10\%$ sobre los valores de peso corporal y canto y esto no cambió los resultados cuando se analizaron los 34 contrastes independientes generados a partir de la filogenia de Goodwin. Otros aspectos que hacen a la robustez de los resultados y que aún no han podido ser considerados son la inclusión de especies nuevas en el árbol y cambios en las relaciones de parentesco (factores que afectarían los pares de especies comparados y las inferencias sobre los valores ancestrales). *Zenaida galapagoensis* es una de las especies que debería ser incluida en el árbol pero su posición aún está muy discutida: Goodwin (1983) la considera la especie hermana de *Zenaida aurita*, mientras que Baptista (com. pers.) la excluye del

grupo de las Zenaidas por la diferencia que presentan su canto y sus displays con las demás especies del género.

Estudios anteriores de hibridización y comparaciones interespecíficas sugieren que la frecuencia del canto de las palomas no está controlada genéticamente, en el sentido de que no existe un gen que especifique directamente esta característica (Baptista 1996). Una posibilidad es que en aves con comportamiento vocal innato las frecuencias acústicas estén determinadas por el peso corporal y la morfología, probablemente por su influencia sobre la estructura y la fisiología de la siringe. Esta hipótesis se ve apoyada por la existencia de una correlación negativa entre el peso corporal y las frecuencias del canto.

Por otro lado, cuando se controló la influencia del peso corporal en el canto, se encontró que en las palomas americanas las especies de ambientes cerrados tienden a tener una frecuencia máxima mayor que las especies de ambientes abiertos, así como también posiblemente su frecuencia enfatizada sea más alta y su ancho de banda más amplio. *Zenaida galapagoensis* se ajusta bien a este patrón, ya que es una especie de pequeña masa corporal de hábitats abiertos o mixtos que posee un canto de frecuencias bajas.

Numerosos estudios han demostrado la existencia de una correlación entre el hábitat y la frecuencia acústica del canto (Morton 1975, Ryan y Brenowitz 1985). Sin embargo, estos estudios encontraron que las aves usan frecuencias más bajas cuando habitan ambientes cerrados que cuando habitan ambientes abiertos. Es importante destacar que todos ellos fueron realizados en Passeriformes, que atraviesan por una etapa de aprendizaje vocal durante su desarrollo. Es posible que en especies con aprendizaje vocal un programa de desarrollo menos rígido pueda eliminar, o al menos reducir, las restricciones impuestas por el tamaño corporal, permitiendo que el canto se adapte a factores ecológicos tales como el hábitat (Hansen 1979, Nottebohm 1985). Para establecer la generalidad del patrón de frecuencias acústicas vs. hábitat encontrado en las palomas americanas sería importante realizar estudios similares en otros grupos de aves sin aprendizaje vocal (otros géneros de Columbiformes o el grupo de los Cuculiformes), dado que el resultado encontrado podría estar afectado por otros factores, como las distancias entre la paloma que emite la vocalización y el investigador que realiza la grabación.

Esto afecta particularmente a las frecuencias más altas del canto que se atenúan rápidamente con la distancia (Wiley 1991). Otro factor que podría estar afectando el patrón encontrado es el microhábitat utilizado por las especies: para un ave caminadora un pastizal podría resultar un hábitat más cerrado que el suelo de una selva tropical. Además, hasta las especies que se encuentran predominantemente en el piso emiten sus cantos desde una percha que puede estar ubicada a diferentes alturas, lo cual también podría estar afectando la interpretación de los datos.

La existencia de información filogenética en el canto es una evidencia más de la utilidad de caracteres comportamentales innatos para estudios sistemáticos. Otros estudios realizados sobre comportamientos innatos ligados a la reproducción también encontraron una alta congruencia entre la filogenia y estos comportamientos (Paterson et al. 1995 y Kennedy et al. 1996). Debe tenerse en cuenta, sin embargo, que los factores morfológicos y/o ecológicos pueden incidir sobre la estructura de los comportamientos. En particular, en este estudio se han hallado evidencias de las relaciones entre el tamaño corporal, el hábitat y el canto que emplean las palomas. Es a través del conocimiento de estas relaciones que se puede entender la forma en que los comportamientos han cambiado a lo largo de la evolución y las consecuencias que han tenido sobre dicho proceso.



BIBLIOGRAFIA

- Anderson, M. J. y R. N. Conner. 1985. Northern Cardinal song in three forest habitats in eastern Texas. *Wilson Bull.* 97:436-449.
- Ballintijn, M. R. y C. Ten Cate. 1997. Sex differences in the vocalizations and syrinx of the Collared Dove (*Streptopelia decaocto*). *Auk* 114:22-39.
- Baptista, L. F. 1996. Nature and its nurturing in avian vocal development, p.39-60. En D. E. Kroodsma y E. H. Miller [eds.], *Ecology and evolution of acoustic communication in birds*. Cornell Univ. Press, Ithaca, NY.
- Baptista, L.F., W.J. Boarman y P.Kandianidis. 1983. Behavior and taxonomic status of Grayson's Dove. *Auk* 100:907-919.
- Baptista, L.F., P. W. Trail y H. M. Horblit. 1997. *Columbidae*, p. 60-231. En J. del Hoyo, A. Elliott y J. Sargatal [eds.], *Handbook of the Birds of the World*. Vol. 4. Lynx Edicions, Barcelona.
- Basolo, A. L. 1990. Female preferences predates the evolution of the sword in swordtail fish. *Science* 250:808-810.
- Blockstein, D. E. y J. W. Hardy. 1989. The Grenada Dove (*Leptotila wellsi*) is a distinct species. *Auk* 106:339-340.
- Bowman, R. I. 1979. Adaptive morphology of song dialects in Darwin's Finches. *J. Ornithol.* 120:353-389.
- Bowman, R.I. 1983. The evolution of song in Darwin's Finches, p. 237-538. En R. I. Bowman, M. Berson y A. E. Leviton [eds.], *Patterns of Evolution in Galapagos Organisms*. Am. Assoc. Adv. Sci., San Francisco.
- Chappuis, C. 1971. Un exemple de l'influence du milieu sur les émissions vocales des oiseaux: l'évolution des chants en forêt équatoriale. *Terre et Vie* 25:183-202.
- Dunning, J. B., Jr. 1993. *CRC handbook of avian body masses*. CRC Press, Boca Raton, FL.
- Felsenstein, J. 1985. Phylogenies and the comparative method. *Am. Nat.* 125:1-15.
- Felsenstein, J. 1988. Phylogenies and quantitative characters. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 19:445-471.
- Felsenstein, J. 1989. PHYLIP—Phylogeny Inference Package (version 3.2). *Cladistics* 5:164-166.

- Fraga, R. M. 1983. Conducta vocal y reproductiva de la Yerutí común (*Leptotila verreauxi*) en Lobos, Buenos Aires, Argentina. *Hornero* 12:89-95.
- Goodwin, D. 1958. Remarks on the taxonomy of some american doves. *Auk* 75:330-334.
- Goodwin, D. 1959. Taxonomic notes on the american ground doves. *Auk* 76:510-515.
- Goodwin, D. 1983. Pigeons and doves of the world. Cornell University Press. Ithaca, New York.
- Handford, P. y S. C. Loughheed. 1991. Variation in duration and frequency characters in the song of the Rufous-collared Sparrow, *Zonotrichia capensis*, with respect to habitat, trill dialects and body size. *Condor* 93:644- 658.
- Hansen, P. 1979. Vocal learning: its role in adapting sound structures to long distance propagation, and a hypothesis on its evolution. *Anim. Behav.* 27:1270-1271.
- Hardy, J. W., G. B. Reynard y B. B. Coffey. 1989. Voices of the New World pigeons and doves. ARA Records, Gainesville, FL.
- Harvey, P. H. y M. D. Pagel. 1991. The comparative method in evolutionary biology. Oxford University Press, Oxford, New York, Tokyo.
- Harvey, P. H. y A. Purvis. 1991. Comparative methods for explaining adaptations. *Nature* 351:619-624.
- Hitchcock, R. R., R. E. Mirarchi y R. S. Lishak. 1988. Recognition of individual male parent vocalizations by nestling Mourning Doves. *Anim. Behav.* 37:517-520.
- Howell, S. N. y S. Webb. 1995. A guide to the birds of Mexico and Northern Central America. Oxford Univ. Press, Oxford.
- Hunter, M. L. y J. R. Krebs. 1979. Geographical variation in the song of the Great Tit, *Parus major*, in relation to ecological factors. *J. Anim. Ecol.* 48:759-785.
- Johnston, R. F. 1961. The genera of american ground doves. *Auk* 78:372-378.
- Johnston, R. F. 1962. The taxonomy of pigeons. *Condor* 64:69-74.
- Kennedy, M., A. G. Spencer y R. D. Gray. 1996. Hop, step and gape: do the social displays of Pelecaniformes reflect phylogeny? *Anim. Behav.* 51:273-291.

- Lade, B. I. y W. H. Thorpe. 1964. Dove songs as innately coded patterns of specific behaviour. *Nature* 202:366-368.
- Lambrechts, M. M. 1996. Organization of birdsong and constraints on performance, p. 305-320. *En* D. E. Kroodsma y E. H. Miller [eds.], *Ecology and evolution of acoustic communication in birds*. Cornell Univ. Press, Ithaca, NY.
- Lanyon, S. M. 1992. Interspecific brood parasitism in Blackbirds (*Icterinae*): A phylogenetic perspective. *Science* 255:77-79.
- McLennan, D. A., D. R. Brooks y J. D. McPhail. 1988. The benefits of communication between comparative ethology and phylogenetic systematics. A case study using gasterosteid fishes. *Can. J. Zool.* 66:2177-2190.
- Morton, E. S. 1975. Ecological sources of selection on avian sounds. *Am. Nat.* 109:17-34.
- Nottebohm, F. 1985. Sound transmission, signal salience, and song dialects. *Behav. Brain Sci.* 8:112-113.
- Nottebohm, F. y M. E. Nottebohm. 1971. Vocalizations and breeding behaviour of surgically deafened Ring doves (*Streptopelia risoria*). *Anim. Behav.* 19:313-327.
- Parker III, T.A., D. F. Stotz y J. W. Fitzpatrick. 1996. Ecological and distributional databases, p.131-291. *En* D. F. Stotz, J. W. Fitzpatrick, T. A. Parker III y D. K. Moskovitz [eds.], *Neotropical birds: ecology and conservation*. Univ. Chicago Press, Chicago.
- Paterson, A. M., G. P. Wallis y R. D. Gray. 1995. Penguins, petrels, and parsimony: does cladistic analysis of behavior reflect seabird phylogeny? *Evolution* 49:974-989.
- Prum, R. O. 1994. Phylogenetic analysis of the evolution of alternative social behavior in the Manakins (Aves: *Pipridae*). *Evolution* 48:1657-1675.
- Purvis, A. y A. Rumbaut. 1995. Comparative analysis by independent contrasts (CAIC): an Apple Macintosh application for analyzing comparative data. *Computer Appl. Biosciences* 11:247-251.
- Ridgely, R. S. 1996. *A guide to the birds of Panama*. Princeton Univ. Press, Princeton, N.J.

- Ryan, M. J. 1998. Sexual Selection, Receiver Biases, and the Evolution of Sex Differences. *Science* 281:1999-2003.
- Ryan, M. J. y E. A. Brenowitz. 1985. The role of body size, phylogeny, and ambient noise in the evolution of bird song. *Am. Nat.* 126:87-100.
- Shy, E. 1983. The relation of geographical variation in song to habitat characteristics and body size in North American tanagers (Thraupinae: *Piranga*) *Behav. Ecol. Sociobiol.* 12:71-76.
- Sillen-Tullberg, B. 1988. Evolution of gregariousness in aposematic butterfly larvae: A phylogenetic analysis. *Evolution* 42:293-305.
- Stotz, D. F., J. W. Fitzpatrick, T. A. Parker III y D. K. Moskovitz. 1996. Neotropical birds: ecology and coservation. Univ. Chicago Press, Chicago.
- Ten Cate, C. 1992. Coo types in the Collared Dove *Streptopelia decaocto*: one theme, distinctive variations. *Bioacustics* 4:161-183.
- Wallschläger, D. 1980. Correlation of song frequency and body weight in passerine birds. *Experientia* 36:412.
- Wasserman, F. E. 1979. The relationship between habitat and song in the White-throated Sparrow. *Condor* 81:424-426.
- Whitman, C. O. 1919. The behavior of pigeons. Posthumous works of Charles Otis Whitman, Vol. III. The Carnegie Institution of Washington.
- Wiley, R. H. 1991. Associations of song properties with habitats for territorial oscine birds of eastern North America. *Am. Nat.* 138:973-993.