

Biología del Comportamiento: Aportaciones desde la Fisiología

Universidad Autónoma de Tlaxcala
Reforma Curricular 2012



Universidad de la Autorrealización

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE TLAXCALA



Universidad Autónoma de Tlaxcala

Víctor Job Paredes Cuahquentzi
Rector

René Elizalde Salazar
Secretario Académico

Samantha Viñas Landa
Secretaria de Investigación Científica y Posgrado

Efraín Ortiz Linares
Secretario de Extensión Universitaria y Difusión Cultural

Rubén Reyes Córdoba
Secretario Administrativo

Sergio Eduardo Algarra Cerezo
Secretario Técnico

Mauro Sánchez Ibarra
Secretario de Autorrealización

Adolfo Cuevas Sánchez
Coordinador de la División de Ciencias Biológicas y de la Salud

Antonio Durante Murillo
Coordinador General de Cuerpos Académicos

Primera edición: 2014

© **Universidad Autónoma de Tlaxcala**
Av. Universidad No. 1, Col. Loma Xicohténcatl
C.P. 90062, Tlaxcala, México
www.uatx.mx

ISBN: 978-607-9348-89-2

Impreso y hecho en México
Printed and made in Mexico

Biología del Comportamiento: Aportaciones desde la Fisiología

Margarita Martínez-Gómez
Rosa Angélica Lucio
Jorge Rodríguez-Antolín
(Compiladores)

Universidad Autónoma de Tlaxcala
Centro Tlaxcala de Biología de la Conducta
Posgrado en Ciencias Biológicas
Cuerpo Académico:
Fisiología del Comportamiento Proyecto CACyPI-UATx-2013

Revisores

Porfirio Carrillo Castilla
Universidad Veracruzana

Pedro Américo Duarte Días
Universidad Veracruzana

Víctor Fajardo Guadarrama
Universidad Autónoma del Estado de México

Juan Antonio Fargallo Vallejo
Museo Nacional de Ciencias Naturales, Consejo
Superior de Investigaciones Científicas (CSIC),
España

Marisela Hernández González
Universidad de Guadalajara

Lucía Martínez Mota
Instituto Nacional de Psiquiatría

Adriana Morales Otal
Universidad Autónoma Metropolitana

Ariadna Rangel Negrín
Universidad Veracruzana

Presentación

El presente libro es resultado de la iniciativa de la Universidad Autónoma de Tlaxcala que apoyó al Cuerpo Académico Fisiología del Comportamiento (CACyPI-UATx-2013) con el fin de organizar, producir y publicar un documento que mostrara el trabajo de sus integrantes. Se publica precisamente en el momento que la Universidad Autónoma de Tlaxcala ha cambiado su modelo educativo departamental al Modelo Humanista Integrador basado en Competencias. Los autores han integrado sus respectivos trabajos de investigación de tal manera que esperamos que la presente obra sirva a los estudiantes del Posgrado en Ciencias Biológicas así como a otros estudiantes de programas afines como las licenciaturas en Biología, Nutrición, Medicina Veterinaria, Medicina Humana y Psicología, de la propia institución, interesados en comprender la conducta animal y humana, ello antes de consultar textos más especializados. Los capítulos que se presentan plantean algunos conceptos básicos y esperamos contribuyan también a la generación de nuevas preguntas de investigación.

El libro es también una celebración en varios sentidos: de los fisiólogos, que han intentado abrirse a nuevos enfoques; de algunos jóvenes ecólogos que se han incorporado a este grupo enriqueciéndolo; por lo tanto, de la multidisciplinaridad, ya que reúne capítulos de profesores de diferentes áreas del conocimiento biológico que estudian algunos de los diversos procesos conductuales; de la madurez, dado que muchos de los participantes se han formado en este medio académico propicio y variado que ha ofrecido Tlaxcala, en particular el Centro Tlaxcala de Biología de la Conducta/Unidad Periférica del Instituto de Investigaciones Biomédicas; del trabajo en equipo, porque el contenido de la presente obra es resultado de la colaboración y persecución de

finés comunes, en particular de dos instituciones, la UATx y la UNAM, aunque también de otras instituciones amigas, como puede apreciarse.

Una parte importante en la elaboración de este libro fue la labor de los revisores invitados que generosamente contribuyeron con sus sugerencias y recomendaciones. Las facilidades y paciencia de Víctor Job Paredes, Dora Juárez y Antonio Durante permitieron incorporar a diferentes autores. El libro resultante es un ejemplo del espíritu grupal que, profesores, estudiantes y técnicos asociados al Cuerpo Académico Fisiología del Comportamiento, estamos muy orgullosos.

Los compiladores
Tlaxcala, Tlax., Noviembre 2014

Dedicado

a nuestros Maestros

Carlos Beyer†

Hans Distel†

Hugh Drummond

y

Pablo Pacheco

Por la inspiración, enseñanzas y generosidad
hacia el grupo de fisiólogos y ecólogos de Tlaxcala

Presentación.....	V
Dedicatoria.....	VII

Contenido

Biología del Comportamiento: Aportaciones desde la Fisiología

Parte I. Conceptos y Mediciones.....	11
Capítulo 1 El estudio de la conducta animal: a 50 años de las preguntas de Tinbergen.....	13
Capítulo 2 Fisiología de la conducta.....	21
Capítulo 3 Ecología de la conducta.....	31
Capítulo 4 Métodos de medición del comportamiento.....	45
Capítulo 5 Conducta: Estrategias y Análisis.....	59
 Parte II. Los Fisiólogos.....	 75
Capítulo 6 Comunicación química en mamíferos: mecanismos y función.....	77
Capítulo 7 Conducta copulatoria: características anatomofisiológicas...	91
Capítulo 8 Cortejo: mecanismos y función adaptativa.....	101
Capítulo 9 Conducta sexual masculina: cópula y saciedad.....	113
Capítulo 10 Conducta sexual femenina en diferentes etapas de la vida, algunas ideas sobre el fenómeno humano.....	125
Capítulo 11 Conducta de parto y sus mecanismos.....	137

Capítulo 12	Neuroendocrinología de la conducta maternal.....	149
Capítulo 13	Desarrollo de diferencias individuales conductuales en mamíferos: influencia de los hermanos.....	159
Capítulo 14	Conducta alimentaria: efectos de la dieta prenatal y posnatal.....	171
Capítulo 15	Conducta de micción.....	183
Capítulo 16	Plasticidad conductual: de las alteraciones epigenéticas a las interacciones sociales.....	193
Parte III. Los Ecológicos.....		205
Capítulo 17	Conductas de anidación.....	207
Capítulo 18	Construcción de nidos en lagomorfos.....	219
Capítulo 19	Distribución socio-espacial de roedores de talla pequeña en La Malinche.....	229
Capítulo 20	Comportamiento de lagartijas: termorregulación y antidepredación.....	239
Capítulo 21	Principios de comunicación acústica en aves a diferentes niveles de organización social.....	251
Capítulo 22	Canto de aves y ruido urbano: estrategias y consecuencias...	269
Capítulo 23	Fisiología ecológica de murciélagos del nuevo mundo.....	279
Capítulo 24	La conducta reproductiva y la evolución del dimorfismo sexual en tamaño.....	285
Índice de autores.....		299

Capítulo 21

Principios de comunicación acústica en aves a diferentes niveles de organización social

*Alejandro Salinas-Melgoza, Katherine Renton,
Timothy F. Wright y Adolfo Christian Montes-Medina*

La solución de conflictos entre individuos es primordial para el funcionamiento adecuado de las sociedades animales. Cuando dos o más animales interactúan entre sí, la regla general es que surgirán conflictos de intereses que influirán en la conducta de las partes involucradas (1). Evolutivamente hablando, las especies animales han desarrollado sistemas de comunicación que permiten la coexistencia no solo con conspecíficos, sino también con otras especies (2); sin embargo, esto puede crear conflicto de intereses entre las partes (1). Al tratar de maximizar su adecuación dos individuos pueden presentar solapamiento de intereses cuando la adecuación de uno depende en parte de la adecuación del otro, como ocurre en las parejas reproductivas. Además, puede existir conflicto de intereses cuando los intereses de éstos divergen. Un ejemplo de ello es la atracción y selección de parejas ya que cada sexo tiene agendas que divergen. Así, las hembras buscarán aparearse con machos de mejor calidad por los beneficios que éstos les pueden conferir. Esta calidad será evaluada con base en rasgos honestos que pueden dar indicios sobre aspectos que incrementen la adecuación. Por su parte, los machos pueden exagerar el rasgo que es utilizado para evaluar calidad y entonces incrementar la posibilidad de ser seleccionado sobre otros, empujando la señal a no ser honesta y entonces las hembras no necesariamente obtienen al macho con la mejor calidad. Otra forma en la cual puede existir conflicto de intereses es cuando los intereses son opuestos, como en el enfrentamiento agresivo por posesión de algún recurso como territorios o parejas (1). Aunque la comunicación entre animales presenta diferentes canales sensoriales (visual, acústico, olfativo), en la primera parte de este capítulo nos enfocaremos en revisar los procesos y fenómenos básicos que explican la

comunicación animal con especial énfasis en la comunicación por el canal acústico. En la segunda parte del capítulo veremos con algunos ejemplos en aves cómo la comunicación acústica ayuda en la negociación de interacciones entre individuos a diferentes niveles de organización social.

La comunicación animal: principios básicos en el canal acústico

La gran mayoría de los vertebrados producen sonidos con diferentes funciones conductuales. En aves, la presencia de la siringe, órgano vocal exclusivo del grupo, ha permitido que ellas exploten el canal auditivo a su cúspide máxima en el reino animal. Este aparato vocal permite la producción de sonidos muy complejos debido a que su anatomía permite la producción de más de un sonido a la vez con propiedades acústicas que pueden ser contrastantes. La importancia del canto en aves ha sido asociada principalmente con la atracción de parejas para reproducción y en la defensa de territorios (3, 4).

Para entender el tema de la comunicación acústica es conveniente explicar algunos términos que les recordarán sus clases de física. Mientras que el objeto de estudio en el canal químico de comunicación son las partículas químicas, en el canal auditivo es el sonido. El sonido es definido como el movimiento de las partículas de un medio (aire, agua, madera, etc.) debido a una concentración o refracción de moléculas, las cuales pueden ser registradas como variaciones en la presión del ambiente (2). Así, si midiéramos los cambios de presión en relación a la presión del ambiente, debido a esta concentración de partículas, observaríamos el diagrama característico de picos y valles comportándose en forma sinusoidal con el que normalmente se representa el sonido (Fig. 1). Sin embargo, existen sonidos con ondas sonoras diferentes a las sinusoidales y que pueden ser con forma triangular, cuadrada, o incluso con forma de sierra. La unidad de medición en un sonido es el ciclo, el cual incluye los cambios en presión entre picos y su respectivo valle.

Existen tres formas que pueden caracterizar a un sonido, o que pueden ser medidas de un mismo sonido. La frecuencia es la primera forma de caracterizar el sonido y corresponde al número de ciclos que ocurren por unidad de tiempo, expresada como Hertz (Hz) (normalmente indicando ciclos/segundo) y cuya representación se le llama el espectro. La segunda forma de caracterizar

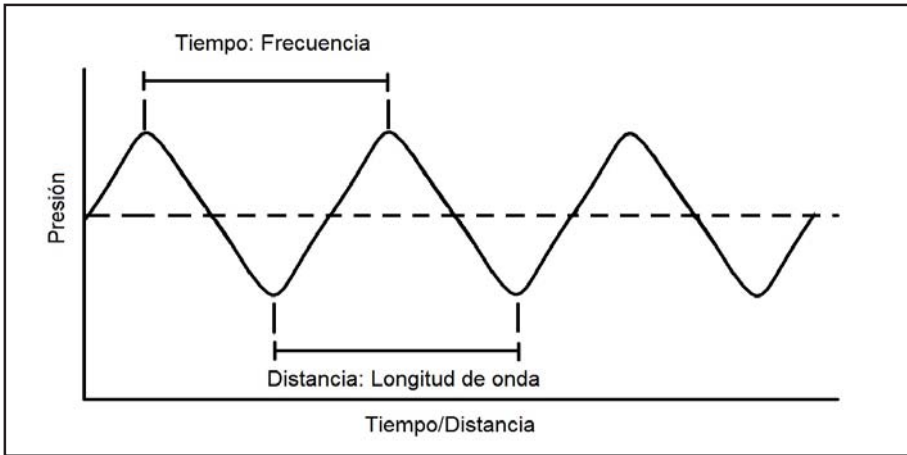


Fig.1 Representación de la variación de la presión con relación a la presión ambiental, representando una onda sinusoidal. El eje de la X representa la variación en presión con relación al tiempo (frecuencia) y a la distancia (longitud de la onda).

el sonido es por la longitud de onda que corresponde a la onda sonora medida con relación a la distancia que existe entre cada uno de los picos de presión, es decir, la distancia necesaria para cumplir un ciclo y su representación es la onda sonora. En este sentido, estas dos formas de medir el sonido están inversamente relacionadas. Frecuencias altas presentan longitudes de onda cortas porque presentan una alta cantidad de ciclos por unidad de tiempo, y como ocurren tan rápido en tan poco tiempo la distancia entre cada uno de los ciclos es muy corta. La tercera forma como se puede caracterizar el sonido es por medio de su amplitud o su volumen y es expresada en decibeles (dB). La amplitud es el cambio en presión de las moléculas del medio con relación a la presión ambiental, donde el valor absoluto de este cambio de presión con relación a la presión ambiental es denominado amplitud pico. Entender este tipo de propiedades del sonido nos permitirá comprender cómo ocurre la evolución de estas señales acústicas debido a limitaciones impuestas por el ambiente, como veremos más adelante.

El siguiente punto que debemos abordar es definir algunos conceptos básicos en el estudio de la comunicación animal. El modelo básico de

comunicación animal considera que al menos dos actores deben estar involucrados, el que emite la señal y el que la recibe (2). Esta comunicación animal servirá para resolver conflictos, atraer parejas, coordinar esfuerzos reproductivos, poseer recursos, alertar a otros de la presencia de depredadores, coordinar actividades sociales, y muy raramente alertar a otros de la presencia de comida (2). En este sentido, puede existir comunicación desde una pareja hasta un grupo de varios individuos. Cuando existen más de dos actores involucrados, éstos pueden ser catalogados en al menos una de estas categorías. En el sentido estricto, solo se debe considerar comunicación real entre dos interlocutores cuando la señal producida modificará la probabilidad de que el receptor de la información responda en una forma en vez de otra. Sin embargo, el receptor de la señal también debe ser beneficiado al realizar la conducta esperada, o de otra forma no se esperaría que respondiera a esta señal (2). Esto tiene implicaciones en la evolución de la comunicación acústica para que, por un lado, una señal sea asociada con cierta conducta, y por otro lado, ambas partes sean beneficiadas al hacerla. Además, esta señal deberá transmitir de forma confiable la información que ambas partes esperan que se transmita, es decir que sea una señal honesta (1). Una comunicación deshonesta ocurre cuando un individuo escucha la comunicación de un animal dirigido a otro y solo una de las partes se beneficia, por ejemplo, cuando un murciélago detecta una rana haciendo llamados a otra hembra o macho de rana y la detecta para comérsela. En este sentido, el murciélago explota la señal que no está dirigida hacia él para que realice una conducta específica donde solo el murciélago es beneficiado, en detrimento de la adecuación de la rana que emite la señal, y por consiguiente no existe una comunicación honesta.

Mecanismos de evolución de sistemas de comunicación acústica

Entender cómo en general las señales se originan y evolucionan en la comunicación animal ha sido controversial; sin embargo, se ha establecido que éstas pueden originarse ya sea por una preadaptación del que emite la señal o de quien la recibe (2). Se ha asumido que un sistema general de comunicación animal puede originarse siguiendo una cadena básica de eventos. El primer paso en esta cadena de eventos es cuando el que envía la señal asocia una señal incipiente

con un contexto. El siguiente paso es cuando el individuo que recibe la señal decidirá su respuesta basándose en una regla de decisiones. Estas decisiones están basadas en los posibles beneficios que se pueden obtener, es decir, responderá si hay beneficios o la ignorará si no los hay. A lo largo del tiempo evolutivo en el que se desarrolla la señal, los beneficios reforzarán los vínculos entre cada uno de estos pasos de formación del sistema de comunicación. Si los beneficios son positivos, los vínculos entre los pasos de formación de la señal se fortalecerán, mientras que si los beneficios son negativos entonces el vínculo con esa señal disminuirán y eventualmente se perderán. Otra forma como un sistema de comunicación se puede perder es cuando el vínculo entre la señal y el contexto o conducta se rompe debido a que la señal cambia y deja de asociarse con un contexto.

Ahora que hemos visto brevemente cómo una señal en general puede originarse, en el resto de esta sección revisaremos algunos de los mecanismos por los cuales una señal puede evolucionar exclusivamente en el canal acústico.

El ambiente influenciando el diseño de las señales acústicas

Un mecanismo que puede actuar en la evolución de señales acústicas es el ambiente en el cual la señal acústica viaja. Durante la comunicación entre dos individuos, la información que es transmitida entre los dos actores (la señal) atraviesa un medio o ambiente en el cual algunas de sus propiedades pueden ser alteradas. Si las propiedades de la señal acústica son modificadas por el ambiente, entonces la información original del individuo que envió la señal potencialmente no será recibida adecuadamente por el individuo que la recibe y el sistema de comunicación entre los interlocutores puede perderse. Por lo tanto, la señal acústica tendrá que evolucionar para poder transmitir de la forma más eficiente la información, además de transmitir fidedignamente información honesta de los actores.

La estructura del ambiente ha sido asociado como una fuente importante de presión de selección en el diseño de las vocalizaciones (4). Las características de la vegetación como su estructura, el diámetro de los troncos, el grado de apertura del bosque y la forma de las hojas, son factores que en conjunto pueden atenuar o degradar la señal y pueden ejercer una presión para diseñar una señal que viaje más eficientemente en determinado hábitat. Así, podemos

encontrar que las señales con longitud de onda grande se transmitirán más fácilmente en zonas boscosas ya que el diámetro de los troncos no detiene su transmisión tan fácilmente. Sin embargo, el sistema de comunicación puede seguir evolucionando y seguir funcional cuando el diseño de la señal cambia conjuntamente con las condiciones del hábitat. Hipotéticamente, una consecuencia de esta adaptación vocal al hábitat es la creación de patrones de variación geográfica en las vocalizaciones debido a cambios geográficos diferenciales en la vegetación. Por lo tanto, individuos habitando un área geográfica con ciertas características de la vegetación podrán presentar vocalizaciones más similares entre ellos que individuos de otra área geográfica con una estructura de la vegetación diferente. Además, las vocalizaciones en cada área geográfica se esperará que sean mejor transmitidas en el hábitat donde se encuentran que en otra área geográfica. Esto es un tipo de adaptación ecológica conocida como la hipótesis de adaptación acústica, en la cual el diseño de las vocalizaciones es de tal manera que su transmisión es la más eficiente en un hábitat particular para asegurar que la comunicación entre los individuos ahí presentes continúe. La variación geográfica en las vocalizaciones ha intrigado a biólogos evolucionistas porque potencialmente puede ser un factor de diferenciación de las poblaciones y eventualmente ser una fuente de especiación, especialmente si las vocalizaciones están involucradas en la reproducción.

Sesgos sensoriales en la evolución de la señal acústica

Otra forma en la que un sistema de comunicación potencialmente podría evolucionar es a partir de lo que se conoce como explotación de sesgos sensoriales preexistentes (2, 4). Aquí el receptor de la señal puede presentar una condición preexistente que lo hace más sensible en cierto rango del espectro sensorial. Este sesgo entonces creará una preferencia por señales dentro de ese rango que estimula más al individuo. En este tipo de desarrollo de un sistema de comunicación, lo que puede ocurrir es que un macho cuya canción tiene notas que caen dentro del rango más sensible acústico de la hembra puede ser preferido sobre otros. Este tipo de sistema de comunicación puede desarrollarse sin que exista una asociación de seleccionar un individuo sobre el otro con una contribución positiva a la adecuación y es denominado “manejo sensorial”. Hipotéticamente, los

individuos cuyas vocalizaciones sean más atractivas o sean más eficientemente percibidas por los individuos que reciben la señal serán los que tienen una ventaja y serán favorecidos en la selección de parejas. Este tipo de evolución de la señal también tiene implicaciones en la selección sexual, ya que puede ejercer selección para que se produzcan canciones más elaboradas, más largas, o con trinos con un mejor desempeño (2). Entonces la preferencia es direccional hacia valores del rasgo que pueden ser costosos y en ese sentido pueden proveer información confiable sobre la calidad del que envía la señal. Este último caso de sesgo sensorial preexistente es conocido como “explotación sensorial”.

El aprendizaje vocal, la evolución cultural, y sus consecuencias para la comunicación animal

Otros mecanismos de evolución de la comunicación acústica se presentan en especies con aprendizaje vocal, es decir que no heredan sus vocalizaciones. El aprendizaje vocal es la capacidad de aprender modelos vocales por medio de la interacción social y está limitado a las aves paserinas oscinas (gorriones y relativos) y aves no paserinas como pericos y colibríes (3, 4). El aprendizaje vocal es considerado un rasgo que maximiza la adecuación de los individuos ya que permite una respuesta rápida a cambios en el ambiente social. Entonces una de las formas en las que el aprendizaje vocal puede incrementar la adecuación de un individuo es al permitir incrementar la similitud de las vocalizaciones de manera rápida entre los miembros de una pareja o de un grupo social. Este incremento en la similitud de las vocalizaciones entre individuos se ha visto que podría influir en la formación y mantenimiento de parejas (5). Aunque las funciones propuestas de la imitación vocal han sido variadas, éstas incluyen explicaciones proximales como permitir dirigirse a individuos específicos; o inclusive que solo ocurre como aprendizaje de la señal más común en un modelo de aprendizaje denso dependiente. También existen diferentes propuestas para la función última de este aprendizaje vocal que incluyen el mediar interacciones afiliativas y de agresión, así como distinguir miembros específicos de un grupo (6).

Como ya se había mencionado antes, las vocalizaciones pueden presentar variaciones geográficas debido a cambios en el hábitat, donde con el tiempo aquellas vocalizaciones con características que pueden ser transmitidas mejor

en ese hábitat son favorecidas. Sin embargo, variaciones geográficas de las vocalizaciones pueden también originarse como un subproducto del aprendizaje vocal. En el caso de especies con aprendizaje vocal las variaciones geográficas en las vocalizaciones ocurren porque individuos vecinos son más propensos a compartir vocalizaciones debido a la interacción social (7). Una explicación adaptativa a los dialectos es que este tipo de variación geográfica podría indicar membresía a alguna población, distinguiendo individuos que pudieran tener alguna ventaja (por ejemplo mayor resistencia a parásitos) sobre individuos de otra área geográfica con otra vocalización. Sin embargo, pocos estudios han investigado el valor adaptativo de esta variación geográfica y la evidencia no ha sido concluyente (8).

Los principales tipos de variación geográfica de las vocalizaciones son la variación gradual y los dialectos vocales. De estos dos, la variación gradual de las vocalizaciones es el modelo más sencillo de variación geográfica (9). En este modelo, si muestreamos vocalizaciones de varias poblaciones de una especie podríamos ver que la similitud entre las vocalizaciones disminuirá con la distancia: las poblaciones más cercanas serán más parecidas entre sí, mientras que poblaciones más distantes serán más diferentes. Este modelo es muy parecido al modelo de aislamiento por distancia en la evolución biológica; sin embargo, aquí la similitud se da en un rasgo transmitido por interacción social, en vez de ser en un rasgo heredado genéticamente.

Por su parte, los dialectos vocales son exclusivos de especies con aprendizaje vocal (7). Aquí la diferenciación de las vocalizaciones entre dialectos puede ser muy sutil, o bien la diferenciación puede ser solo en una parte de las vocalizaciones como los trinos. Sin embargo, en dialectos estos cambios no son graduales de una zona dialectal a otra, sino más bien pueden ser muy marcados. Desde que fueron descritos en detalle en el gorrión de corona blanca (*Zonotrichia leucophrys*), los dialectos han sido candidatos idóneos como factor promotor de especiación entre los patrones de variación geográfica. Experimentos en varias especies de aves que han simulado intromisiones de territorio han mostrado que los individuos locales tienen una respuesta reducida ante vocalizaciones del dialecto contiguo, en comparación con la respuesta a las vocalizaciones de su dialecto (4). Además, se ha observado que el gorrión

de corona blanca disminuye la intensidad de su respuesta de defensa a intromisiones simuladas con vocalizaciones históricas, en comparación con vocalizaciones contemporáneas de la misma población (10). Entonces una señal acústica adquirida por interacción social puede cambiar, y por consiguiente perder su significado biológico, en un tiempo tan corto como 24 años (10). Esto indica no solo la eficiencia potencial gradual y paulatina de los dialectos como agentes de aislamiento poblacional, sino también que este aislamiento puede ocurrir en relativamente corto tiempo. Sin embargo, no se ha encontrado congruencia de los límites dialectales con la estructuración genética de las poblaciones. Esto sugiere que los dialectos no están en realidad funcionando como barreras impermeables al movimiento de individuos entre dialectos.

Los procesos que rigen la evolución de este tipo de rasgos transmitidos por interacción social están incluidos en lo que se conoce como evolución cultural. La evolución cultural es definida como el cambio en frecuencias de los rasgos que son transmitidos por interacción social, debido a su transmisión diferencial en el tiempo (11). En este sentido, la evolución cultural tiene mecanismos de cambio y purificación similares a la evolución biológica, y estos mecanismos están basados en el aprendizaje vocal en especies con este rasgo. Algunas de estos mecanismos incluyen: la mutación cultural que es el reacomodo, borrado, o adición de vocalizaciones o fragmentos de ellas; la migración de variantes de las vocalizaciones dejando o llegando a la población; la deriva cultural donde vocalizaciones o sus segmentos pueden desaparecer o fijarse en la población por procesos azarosos; y por medio de la selección o la transmisión sesgada o aprendizaje dependiente de la frecuencia. Así estos mecanismos pueden ser responsables de cambios en las vocalizaciones dentro de una misma generación debido a este tipo de transmisión por interacción social y no genética.

Beneficios de compartir vocalizaciones similares en grupos sociales.

Como hemos visto, los patrones de variación geográfica de las vocalizaciones significan compartir, en un grado u otro, una vocalización similar entre los individuos. Esta similitud en las vocalizaciones puede tener implicaciones en la adecuación de los individuos debido a los beneficios de la vida social. Si bien vivir en sociedad puede traer costos a los individuos, como por ejemplo disminuir

más rápidamente los recursos en un sitio que si la explotación la hace un solo individuo, los beneficios de este estilo de vida muchas veces pueden contrarrestar estos costos. Algunos de los beneficios de la vida social incluyen el maximizar el forrajeo óptimo al disminuir el tiempo que los individuos invierten en vigilar por la presencia de depredadores, aumenta el tiempo de ingesta de alimento, y aumenta el número de individuos que buscan alimento, así como facilita encontrar recursos limitantes como pueden ser nidos, parejas o sitios de refugio. Debido al balance que debe existir entre los costos y los beneficios, entonces la membresía de un grupo puede estar restringida y solo aquellos con vocalizaciones más similares (lo que vendría a ser parecido a una clave secreta) pueden tener acceso a esos recursos exclusivos. La membresía exclusiva de grupos es más ampliamente distribuida en grupos familiares, aunque la similitud de las vocalizaciones podría también indicar membresía en grupos sociales donde los individuos no están relacionados.

Comunicación a diferentes niveles de organización social

Los individuos normalmente forman parte de alguna sociedad animal, y por lo tanto desarrollan diferentes estrategias para comunicarse a diferentes niveles de organización social. Un aspecto importante de los individuos en una sociedad es poder distinguirse ellos mismos de otros individuos o señalar que pertenecen a algún grupo para adquirir beneficios asociados a la vida social. Por lo tanto, aquí nos centraremos en la necesidad que tienen los individuos de desarrollar señales acústicas que indiquen por un lado su individualidad y por otro la membresía de grupo a diferentes niveles de organización social usando ejemplos con varias especies de aves.

Comunicación a nivel de individuos: diferenciación interindividual

El nivel básico de diferenciación acústica que puede existir es la diferenciación interindividual. La necesidad de que un individuo emita una señal acústica que lo distinga de otros individuos tendrá repercusiones en otros niveles de organización social como la pareja o cuando un individuo tiene que recordar qué tipo de interacción tuvo con determinado individuo para decidir si interactúa con él en el futuro en grupos sociales grandes. Sin embargo, en el siguiente

ejemplo nos ocuparemos principalmente de cómo la diferenciación interindividual puede tener funciones en las actividades reproductivas.

El reconocimiento individual podría servir en la negociación de los límites de los territorios y así distinguir un individuo vecino, con el cual los límites ya han sido establecidos y futuras peleas pueden evitarse, de un individuo no vecino que puede ser un peligro al matar las crías o tomar posesión del territorio. En este sentido, se esperaría que el poseedor de un territorio reaccione con menor agresividad ante la intromisión en su territorio de un individuo vecino que de un individuo no vecino, una respuesta conocida como el fenómeno del “querido enemigo”. Una evaluación que realizamos de este fenómeno en el carpintero enmascarado (*Melanerpes chrysogenys*) nos indicó que a pesar de que es posible que los individuos señalicen su identidad individual en dos tipos de vocalizaciones (Chic-o y Kududuck, Fig. 2), los poseedores de territorios reaccionaron de igual forma tanto a simulación de invasión de territorios de individuos vecinos como

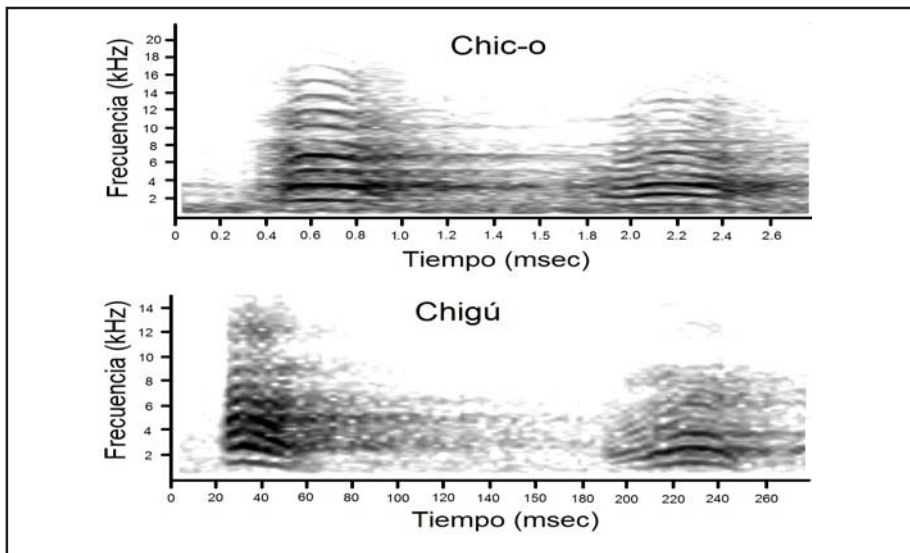


Fig. 2 Espectrogramas de dos tipos de vocalizaciones usados por individuos territoriales del carpintero enmascarado (*Melanerpes chrysogenys*).

no vecinos. Esto podría ser una estrategia en la cual los poseedores de territorios evitan falsos positivos al identificar equivocadamente un individuo no vecino como si fuera vecino y reaccionan ante cualquier intromisión.

Comunicación dentro de la pareja

La diferenciación interindividual en las señales acústicas también puede ser importante para la sincronización de las actividades reproductivas en especies que anidan en cavidades, ya que al estar un individuo dentro de la cavidad no tiene contacto visual con su pareja. Evaluamos el papel de la comunicación acústica en la sincronización de actividades reproductivas en el loro corona lila (*Amazona finschi*) (13). Determinamos por un lado que las características de las vocalizaciones de los machos permiten una diferenciación interindividual en la sílaba BCC (Fig. 3). Sin embargo, no fue posible detectar una diferenciación por individuo en las vocalizaciones de las hembras. Esto sugiere que las diferencias para señalar individualidad por sexo probablemente resultan de diferentes tipos de presión por cada sexo al ser anidadores de cavidades. El macho puede presentar una mayor presión por señalar su identidad para asegurar que la hembra salga solo cuando su macho llegue a alimentarla, y así sincronizar sus actividades. La hembra no necesita indicar su identidad ya que es la única que saldrá del nido.

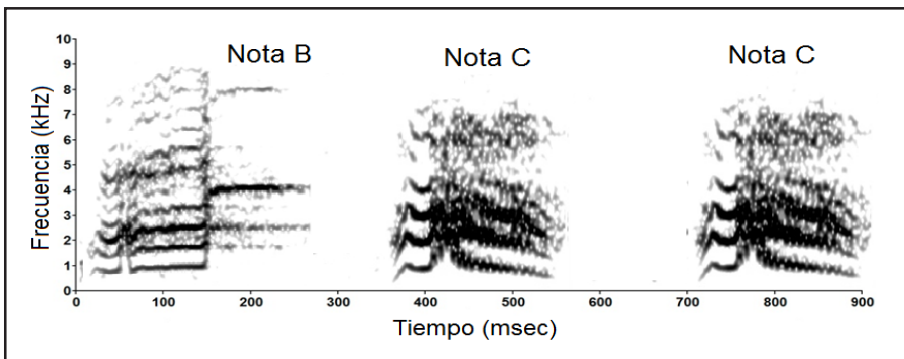


Fig. 3 Espectrogramas de las notas B y C formando la sílaba BCC emitida por el macho del loro corona lila (*Amazona finschi*).

Comunicación a nivel de poblaciones: regiones geográficas

Como se mencionó anteriormente, la similitud de las vocalizaciones puede indicar la membresía a un grupo y por lo tanto se puede facilitar el acceso a los beneficios de la vida social. En este sentido, el primer ejemplo donde veremos la presencia de una variación geográfica es en las vocalizaciones de la guacamaya verde (*Ara militaris*). Exploramos si el grado de conexión de tres poblaciones de esta guacamaya en Jalisco se reflejaría en el grado de diferenciación de sus vocalizaciones, ya que se ha propuesto que sus poblaciones podrían estar aisladas debido a la modificación del hábitat por actividades humanas (14). Un aislamiento de las poblaciones podría hacer que las vocalizaciones transmitidas por interacción social de esta guacamaya se diferenciarán por población, como lo indica la teoría de la evolución cultural. Encontramos que las propiedades acústicas de las vocalizaciones por población presentaron una diferenciación gradual por distancia. Esto sugiere que los individuos podrían estar viajando al menos 40 km para visitar otras poblaciones. Debido a esta alta similitud en las vocalizaciones estos individuos viajando entre poblaciones podrían potencialmente interactuar con los individuos locales y tener acceso a recursos exclusivos de la población local.

Otro ejemplo en el cual evaluamos las estrategias de comunicación en el nivel de organización poblacional o regional es en los dialectos vocales del loro de nuca amarilla (*Amazona auropalliata*), y cómo diferentes hipótesis explican la estabilidad en la estructura y los límites de estos dialectos. Esta especie de loro presenta tres dialectos en el noroeste de Costa Rica. Estos dialectos han mostrado ser estables temporal y espacialmente, a pesar de la llegada de nuevas vocalizaciones por el aparente movimiento de individuos entre dialectos que se supone los cambiarían. Evaluamos si la teoría de la imitación vocal o la teoría de la dispersión reducida explicaba la estabilidad de los dialectos de este loro al translocar individuos para simular la dispersión entre dialectos. Encontramos que solo un individuo juvenil imitó el dialecto local, lo cual es una predicción de la teoría de la imitación vocal (15). El resto de los individuos, que eran adultos, no imitaron el dialecto local. Algunos de los adultos translocados que no alteraron sus vocalizaciones estuvieron solos algunas veces o regresaron al sitio donde los capturamos, lo cual la hipótesis de dispersión reducida lo consideraba un

costo al no compartir el dialecto local (15). En cambio, el individuo que alteró sus vocalizaciones se estableció en el dialecto nuevo y estuvo exclusivamente en parvadas de individuos locales. Esta evidencia indica que ambos mecanismos están manteniendo los dialectos en el loro de nuca amarilla y que éstos podrían ser específicos de grupos de edad.

Investigaciones de la evolución cultural acústica en el Parque Nacional La Malinche

En el Parque Nacional La Malinche, el Centro Tlaxcala de Biología de la Conducta ha mantenido un sistema de cajas nido que ha sido exitosamente explotado por las especies del chivirín saltapared (*Troglodytes aedon*) y del azulejo (*Sialia mexicana*). Estas especies son paserinos oscinos, por lo cual tienen capacidades de aprendizaje vocal lo que abre interesantes preguntas de investigación relacionadas a los mecanismos involucrados en la evolución cultural del sistema de comunicación en estas especies de alta montaña. De aquí surgen varias preguntas relacionadas con la ontogenia de las vocalizaciones de los pollos: ¿cuáles son los modelos vocales que están utilizando los pollos al desarrollar sus vocalizaciones?, ¿cuáles son los mecanismos de transmisión de las vocalizaciones?, ¿qué tan susceptible es el sistema a cambios en las vocalizaciones debido a la llegada de nuevas variaciones en las vocalizaciones?, ¿existe algún componente en las vocalizaciones que pudiera indicar individuos con mejor calidad?, ¿es estable el sistema en evaluaciones a lo largo del tiempo?, entre otras.

La tasa de utilización de las cajas nido por estas especies ha ido incrementando con el tiempo, lo cual podría resultar de la utilización de las cajas por parte de la descendencia de las parejas que ya poseen un territorio. Entonces podríamos también evaluar el grado de filopatría de la descendencia con base no solo en estudios genéticos sino también en sus vocalizaciones. La permanencia de la descendencia de parejas identificadas en la población local también nos permitirá evaluar otros aspectos fisiológicos involucrados en el aprendizaje vocal y cómo estos están involucrados en la adecuada transmisión de las vocalizaciones en estas dos especies de aves. Se ha observado que la asimilación adecuada de los modelos vocales por la descendencia puede estar también relacionada con

condiciones de estrés de los pollos en las primeras etapas de desarrollo (16). Mucha de la maquinaria en el cerebro involucrada en el aprendizaje de las vocalizaciones por los pollos se desarrolla en las primeras etapas del desarrollo, y vivir situaciones de estrés en estas etapas críticas serán claves en la vida adulta del individuo al tratar de conseguir pareja o defender un territorio al usar vocalizaciones. Entonces las vocalizaciones podrían ser indicadores honestos de la calidad del individuo resultado de experiencias vividas en su vida temprana, lo que se conoce como la hipótesis de estrés en el desarrollo. Esta hipótesis se ha sugerido que podría ser una de las formas en las cuales se basa la selección sexual basada en el canal acústico o inclusive cómo se mantienen los patrones de variación geográfica (16). No sabemos hasta que punto la limitación por alimento, cambios en niveles hormonales, o situaciones extremas de tamaño de nidada podrían estar influyendo el desarrollo del sistema de comunicación en estas dos especies con aprendizaje vocal en la alta montaña. Un monitoreo continuo de adultos y su descendencia podría permitir determinar el desempeño acústico de la progenie, información que casi exclusivamente ha sido obtenida en laboratorio, y asociarlo con agentes estresores. El sistema de las cajas nido permite de una forma adecuada estudiar especies anidadoras de cavidades y las posibles estrategias en su sistema de comunicación, además de proveer información sobre las estrategias conductuales en especies de la alta montaña.

Conclusiones

Mucho del conocimiento teórico evolutivo enfocado a la comunicación animal fue desarrollado en la segunda mitad del siglo XX. El estudio de la comunicación animal, y particularmente en aves en el canal de comunicación acústico, ha sido muy fructífero al inicio de este siglo XXI. La línea de investigación en la comunicación animal es un área poco desarrollada en México y con amplias oportunidades. México presenta una gran diversidad animal y una amplia variedad de hábitats a los cuales las especies pueden haber desarrollado formas para comunicarse eficientemente. Nuestro entendimiento del funcionamiento de la naturaleza y los mecanismos que han dado forma a la diversidad que hoy vemos sigue creciendo. Nuevas preguntas y descubrimientos en el área de la comunicación animal continúan surgiendo, los cuales exigen nuestro

involucramiento para entenderlos. Esto implica retos ya que algunos de los sistemas de comunicación que vimos en este capítulo podrían ser modificados por las actividades humanas. El rompimiento de estos sistemas de comunicación podría impactar aun más la situación crítica de algunas especies cuyo estado de conservación ya es preocupante.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen el financiamiento otorgado al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (179877-KR). National Science Foundation (IOS0725032-TFW).

REFERENCIAS

1. Searcy WA (2005) The evolution of animal communication- Reliability and deception in signaling systems. *Monographs in Behavior and Ecology*. Princetone University Press. Princeton y Oxford.
2. Bradbury JW, Vehrencamp SL (1998) Principles of animal communication. *Sinauer Associates Publishers*. Sunderland, Massachusetts.
3. Catchpole CK, Slater PJB (1996) *Bird Song: Biological Themes and Variations*. Cambridge University Press.
4. Marler P, Slabbekoorn H (2004) *Nature's Music- The Science of Birdsong*. Elsevier Academic Press.
5. Hile AG, Plummer TK, Striedter GF (2000) Male vocal imitation produces call convergence during pair bonding in budgerigards *Melopsittacusundulatus*. *Anim Behav* 59: 1209-128.
6. Dahlin CR, Young A, Cordourier B, Mundry R, Wright TF (2013) A test of multiple hypotheses for the function of call sharing in female budgerigars (*Melopsittacusundulatus*). *Behav Ecol Sociobiol* 68: 145-161.
7. Podos J, Warren PS (2007) The evolution of geographic variation in birdsong. *Adv Stud Behav* 37:403-458.
8. MacDougall-Shackleton EA, Derryberry EP, Hahn TP (2002) Non local male mountain white-crowned sparrows have lower paternity and higher parasite loads than males singing local dialect. *Behav Ecol* 13: 682-689.
9. Bradbury JW, Cortopassi KA, Clemmons JR (2001) Geographical variation in the contact calls of orange-fronted parakeets. *Auk* 118: 958-972.
10. Derryberry EP (2007) Evolution of bird song affects signal efficacy: an experimental test using historical and current signals. *Evolution* 61:1938-1945.
11. Kroodsma DE, Miller EH (1996) *Ecology and evolution of acoustic communication in birds*. Cornell University Press, Ithaca, NY.

12. Zaragoza Rosales G (en preparación) Diferenciación individual, efecto del querido enemigo, y conducta vocal en el carpintero enmascarado, *Melanerpes chrysogenys*. Tesis de licenciatura. Facultad de Biología. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo.
13. Montes Medina AC (2012) **Caracterización y Evaluación de la Variación Individual en las Vocalizaciones del Loro Corona Lila (*Amazona finschi*) en Jalisco, México**. Tesis Maestría. Posgrado en Ciencias Biológicas, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México DF.
14. Salinas-Melgoza A, Renton K (en revisión) Geographic variation in acoustic signals of the Military macaw. *Sometido a Ethology*.
15. Salinas-Melgoza A, Wright TF (2012) Evidence for vocal learning and limited dispersal as dual mechanisms for dialect maintenance in a parrot. *PLoS ONE* 7 (11): e48667.
16. MacDougall-Shackleton SA, Spencer KA (2012) Developmental stress and birdsong: current evidence and future directions. *J Ornithol* 153 (Suplemento): S105-S117.

La presente edición se terminó de imprimir en el mes de noviembre de 2014 en los talleres de Siena Editores ubicados en Calle Jade No. 4305 Colonia Villa Posadas, Puebla, Pue., con número de teléfono 01 222 756 82 20.

El cuidado de la edición estuvo a cargo de Socorro Carmen Romero Patiño, Margarita-Martínez Gómez, Rosa Angélica Lucio y Jorge Rodríguez-Antolín. Diseño de portada: Amando Bautista Ortega y Humberto Pérez Roldán.

El tiraje consta de 200 ejemplares.