

La fragmentación del hábitat como determinante de la diferenciación de los sistemas de comunicación animal

P. Laiolo¹, A. Arroyo-Solís²

(1) Unidad Mixta de Investigación en Biodiversidad (CSIC-UO-PA), E-33071, Oviedo, España

(2) Departamento de Biología Vegetal y Ecología, Universidad de Sevilla, E-41012 Sevilla, España

➤ Recibido el 10 de enero de 2011, aceptado el 4 de abril de 2011.

Laiolo, P., Arroyo-Solís, A. (2011). La fragmentación del hábitat como determinante de la diferenciación de los sistemas de comunicación animal. *Ecosistemas* 20(2-3):46-53.

La fragmentación y la pérdida del hábitat causadas por la actividad humana condicionan determinadas propiedades de las poblaciones (tamaño, densidad, patrones de dispersión, reclutamiento y composición) que tienen un efecto directo sobre la fuerza de las interacciones sociales. Estas últimas, a su vez, condicionan la comunicación animal, que regula el intercambio de información entre individuos homo o heteroespecíficos. En este artículo se presenta una revisión de aquellos estudios que han demostrado un impacto de la fragmentación del hábitat sobre los sistemas de comunicación acústica animal, tanto en sistemas basados en señales innatas (como la comunicación en anfibios) como en aquellos asentados en señales aprendidas de forma social (el canto de las aves). Se demuestra con ello que este tipo de perturbación antropogénica puede determinar una variación de los sistemas de comunicación en diferentes tipos de hábitat (bosque, matorral y estepa, hábitats urbanos y agrícolas), con ejemplos en todos los continentes. En algún caso se ha documentado variación adaptativa a las nuevas condiciones impuestas por el hombre, mientras que en otros casos, se han vislumbrado efectos negativos sobre individuos y poblaciones, y potenciales problemas de conservación.

Palabras clave: Acústica animal, aislamiento, efecto borde, pérdida de hábitat, perturbación antrópica, señal aprendida, señal innata.

Laiolo, P., Arroyo-Solís, A. (2011). Habitat fragmentation as driver of the differentiation of animal communication systems. *Ecosistemas* 20(2-3):46-53.

Human-driven habitat fragmentation and loss influence population properties (population size, density, immigration patterns, recruitment, etc.) that have a direct effect on the strength of social interactions. The latter, in turn, condition animal communication, which regulates information exchanges between homo and heterospecifics. This paper reviews studies that have shown an impact of habitat fragmentation on communication systems, either on innate signals (such as communication in amphibians) or socially learned (birdsong). This type of anthropogenic disturbance can determine a shift in communication systems in different habitat types (forest, scrub and steppeland, agricultural and urban habitats), with examples in every continent. In some cases, animals responded adaptatively to the new conditions imposed by humans, while in other cases, negative effects on individuals and populations are predicted, generating potential conservation problems.

Key-words: Animal communication, anthropogenic disturbance, edge effects, habitat loss, innate signal, isolation, learned signals.

Introducción

La pérdida y fragmentación del hábitat asociados a la expansión y al desarrollo humano han provocado que numerosos medios naturales hayan sufrido una notable modificación. Las especies silvestres responden de forma distinta a la pérdida y fragmentación del hábitat, siendo este efecto especialmente negativo en aquellas especies cuya eficacia biológica esté condicionada por el tamaño del fragmento de hábitat remanente y su conectividad (Donovan y Lamberson, 2001). El grado de conectividad entre fragmentos no sólo depende de la distancia que los separa, sino de la capacidad dispersiva de cada especie y de su relación con la permeabilidad de la matriz de hábitat existente entre ellos (Andrén, 1994; Herrera 2011, en este monográfico). Algunas propiedades de las poblaciones son afectadas por los procesos de fragmentación, ya que tanto la

pérdida del hábitat como el aislamiento de fragmentos de hábitat remanente desencadenan procesos demográficos, separando a los individuos, condicionando el tamaño de las poblaciones, la dispersión y el reclutamiento, e incluso alterando su estructura en clases de edad (Hansky, 1999).

Las implicaciones de la fragmentación sobre los individuos pueden ser de diversa índole, y entre ellas podríamos destacar los efectos sobre las interacciones intraespecíficas (Fahrig, 2003), que son los motores de la selección social (Wolf et al., 1999). Al basarse en interacciones entre individuos, los sistemas de comunicación animal están intrínsecamente relacionados a las características de las poblaciones. Indudablemente, excepto en los casos de auto-comunicación (por ejemplo ecolocación), la comunicación implica la interacción de dos o más individuos y, a veces incluso, es un comportamiento colectivo, como es el caso de los coros que agrupan varios individuos de aves y anfibios (Bradbury y Vehrencamp, 1998). Parámetros como la densidad o el tamaño poblacional determinan la intensidad de la selección social sobre las señales que median las interacciones intraespecíficas, y así condicionan su variación (Laiolo et al., 2008, Laiolo et al., 2011). Al actuar sobre las propiedades de las poblaciones, la fragmentación, por tanto, influiría indirectamente en aquellas características de los sistemas de comunicación animal que dependen de ellas.

En este estudio se analizan los efectos de la fragmentación del hábitat sobre una modalidad de comunicación animal, la comunicación acústica. Los humanos compartimos con otras especies animales el uso del sonido como principal modalidad de intercambio de información. La función principal de la comunicación acústica es el cortejo y las interacciones agonísticas (como el canto de los machos de las aves, los reclamos de los anfibios, las estridulaciones de varios insectos, etc.), pero también se utiliza ampliamente en contextos sociales más complejos, en sociedades o grupos familiares de invertebrados y vertebrados. Varios grupos de aves como los Oscinos, alguna especie de Sub-Oscinos, los Trochílicos (colibríes) y Psitacinos (loros), y otros tantos de mamíferos (cetáceos, primates, murciélagos) aprenden su repertorio acústico copiando coespecíficos, mientras que en el resto de grupos taxonómicos este comportamiento se considera una característica innata (Kroodsma y Baylis, 1982, Janik y Slater, 1997). Los caracteres adquiridos mediante aprendizaje social tienen una evolución más rápida que los caracteres genéticos debido a que su forma de transmisión es lamarkiana, y pueden, en algunos casos, anticipar los cambios evolutivos en los sistemas biológicos (Grant y Grant, 2006). En esta revisión, se detallan ejemplos de estudios que han demostrado un efecto del aislamiento poblacional, de la pérdida de hábitat, y de los cambios en la composición de la matriz del hábitat sobre la comunicación acústica.

Bibliometría

La recopilación de bibliografía científica relacionada con nuestro estudio fue llevada a cabo mediante la búsqueda en *Web of Science (Thompson's ISI)*, y en revistas de la categoría de Zoología, Ecología, Ciencias Multidisciplinarias, Ciencias del Comportamiento, Acústica, Biología, Biología Marina, Ornitología, Ciencias Ambientales y Biología Evolutiva del periodo 1970-2010. Se consideraron inicialmente aquellos artículos que trataban los efectos de la actividad humana (Laiolo, 2010), y entre éstos, posteriormente, se seleccionaron aquéllos que analizaban el efecto de la fragmentación del hábitat.

Resultados y discusión

Treinta y tres artículos científicos relacionaron la presencia de una variación en los sistemas de comunicación acústica animal a la fragmentación (**Tabla 1**). En general, estos estudios son correlativos, y en la mayoría se analizaron patrones espaciales para inferir patrones temporales, es decir, se analizó la variación acústica en poblaciones de fragmentos de distinto tamaño y nivel de aislamiento, para inferir procesos temporales de diferenciación consiguientes a la pérdida de hábitat.

Los artículos que analizaron efectos de la fragmentación corresponden al 42 % de los artículos sobre impactos humanos en los sistemas de comunicación, siendo la fragmentación la segunda causa de impacto detrás del efecto del ruido en zonas urbanas e industriales (Laiolo, 2010). Las especies que aprenden a vocalizar y no dependen exclusivamente de señales innatas, como ciertos grupos de aves, proporcionan la casi totalidad de los ejemplos analizados (96% de las cuales son aves), demostrando cómo los rasgos aprendidos pueden ser especialmente sensibles (y tal vez plásticos, véase más abajo) al impacto humano (Laiolo y Tella 2006). Luther y Baptista (2010), en un estudio sobre poblaciones urbanas de un paseriforme (*Zonotrichia leucophrys*), demostraron que una respuesta al impacto puede ocurrir en muy poco tiempo (30 años). Al tratarse de una respuesta plástica de un comportamiento aprendido, el intervalo en el que se registran cambios significativos es más corto que el que se esperaría en caso de que hubiera un cambio microevolutivo (por ejemplo debido a procesos de mutación-selección).

Factor de perturbación	Mecanismo ambiental, social o demográfico	Grupo taxonómico, especie y autores
Aislamiento de fragmentos	Reducida dispersión - falta de conectividad entre fragmentos de hábitat remanente	AVES: <i>Chersophilus duponti</i> (Laiolo y Tella 2006, 2007a,b 2008)* <i>Alauda arvensis</i> (Briefer et al. 2010)* <i>Dasyornis broadbenti</i> (Rogers 2003)* <i>Parus major</i> (Rivera Gutierrez et al. 2010)* <i>Poecile atricapillus</i> (Kroodsma et al. 1999, Gammon et al 2005) <i>Prionodura newtonia</i> (Westcott y Kroon 2002) <i>Thryothorus nicefori</i> (Valderrama et al 2007) <i>Pachycephala olivacea</i> (White 1985, 1987) <i>Ploceus bicolor sclateri</i> (Seibt et al. 2002)
Pérdida de hábitat	Reducido tamaño poblacional	AVES: <i>Chersophilus duponti</i> (Laiolo y Tella 2007a, 2008, Laiolo 2008)* <i>Poecile atricapillus</i> (Kroodsma et al 1999, Gammon et al 2005) <i>Ploceus bicolor sclateri</i> (Seibt et al. 2002) <i>Grallaria nuchalis</i> y <i>G. ruficapilla</i> (Cadena et al. 2007) <i>Parus major</i> (Rivera Gutierrez et al. 2010)
Transformación de la matriz del hábitat (tala, rotación agrícola y fuego)	Limitaciones al reclutamiento, alteración de la distribución en clases de edad, Variación de la densidad	ANFIBIOS: <i>Spicospina flammocaerulea</i> (Smith et al. 2003) AVES: <i>Numenius arquata</i> (Currie y Valkama 2000)
	Cambios en las propiedades acústicas del hábitat	AVES: <i>Andropadus virens</i> (Smith et al. 2008) *
	Procesos locales de extinción-recolonización dependientes de la diferente distribución de los fragmentos de hábitat	AVES: <i>Miliaria calandra</i> (Holland et al 1996) <i>Zonotrichia leucophrys nuttalli</i> (Trainer 1983) <i>Zonotrichia capensis</i> (Lougheed et al 1989, Tubaro et al 1993, Lijtmaer y Tubaro 2007) <i>Barnardius zonarius</i> (Baker 2000) <i>Amphispiza belli</i> (Rich 1981) <i>Dolichonyx oryzivorus</i> (Avery y Oring 1977) <i>Loxia</i> spp. (Förschler y Kalko 2009) <i>Zonotrichia leucophrys pugetensis</i> (Chilton y Lein 1996) <i>Nectarinia osea</i> (Leader et al. 2000)*
Efecto borde – aislamiento de territorios	Escasa interacción entre vecinos	AVES: <i>Chersophilus duponti</i> (Laiolo y Tella 2005)*

Tabla 1. Estudios que señalan un efecto de las modificaciones del hábitat asociadas con la fragmentación antropogénica sobre los sistemas de comunicación animal. El asterisco evidencia estudios que se centran en el efecto de la fragmentación del hábitat como causa principal de diversificación acústica.

Efectos del aislamiento

El aislamiento es una de las causas más importantes de variación en los sistemas de comunicación. La variación acústica entre poblaciones aisladas resulta de procesos de selección natural o sexual, si las vocalizaciones divergen por presiones selectivas locales (por ejemplo, por el tipo de hábitat o por diferencias en la selección de la hembra), o de procesos estocásticos de deriva (Rendell y Whitehead, 2003, Podos y Warren, 2008). Los dialectos de las aves constituyen un buen ejemplo de diferenciación de los sistemas de comunicación dependiente de procesos de aislamiento, al representar variantes

geográficas de las vocalizaciones que se originan, por ejemplo, por presencia de barreras. Estas últimas limitan la dispersión, el intercambio de individuos y de información, y pueden ser tanto naturales como de origen antrópico (Laiolo y Tella, 2006). Cuando se produce un aislamiento poblacional en aquellas especies capaces de aprender sus vocalizaciones, podemos encontrar variaciones en el repertorio acústico simplemente debidas a errores de aprendizaje o innovaciones dentro del repertorio local de cada población y determinar con ello la formación de dialectos (Slater 1986). En caso de especies con señales innatas, el proceso es más lento porque requeriría de una o más mutaciones que determinasen la variación acústica. En esta revisión no se han encontrado evidencias de que el aislamiento por causa antrópica determine una diferenciación de las señales acústicas de especies que no las aprenden (insectos, peces, anfibios, etc.), a pesar de que éstas puedan variar geográficamente en condiciones naturales (Claridge y Morgan, 1993).

Se ha demostrado una diferenciación acústica significativa entre poblaciones de aves que viven en bosques fragmentados por las actividades humanas en Norteamérica (*Poecile atricapillus*; Kroodsma et al., 1999, Gammon et al., 2005), Sur de África (*Ploceus bicolor sclateri*; Seibt et al., 2002), Europa (*Parus major*; Rivera Gutierrez et al., 2010) y, posiblemente, Sudamérica (*Thryothorus nicefori*; Valderrama et al., 2007) y Australia (*Dasyornis broadbenti*, *Prionodura newtoni*, *Pachycephala olivácea*; White, 1985, 1987; Westcott y Kroon, 2002; Rogers, 2003). Los efectos del aislamiento por pérdida de hábitat y reducción de la tasa de inmigración/emigración entre poblaciones se han evidenciado también en las vocalizaciones de aves esteparias o de hábitats abiertos (*Chersophilus duponti*, *Alauda arvensis*; Laiolo y Tella, 2006, 2007a, b 2008; Briefer et al., 2010). Las especies de aves afectadas se caracterizan por tener dialectos estables, una elevada fidelidad al territorio o capacidades de dispersión limitadas, es decir, por poseer características que evitan que el efecto diferenciador del aislamiento sea enmascarado por los continuos intercambios de individuos y vocalizaciones entre poblaciones, o por un *turnover* rápido de los repertorios por la elevada tasa de innovación.

El canto es moldeado por selección natural y sexual, pero las diferencias en el canto entre poblaciones pueden ser una consecuencia de la evolución estocástica de núcleos aislados; los dialectos de las aves, por ejemplo, se consideran un ejemplo clásico de variación neutral (Slater, 1986). Cualquiera que sea su significado, la variación acústica de las señales sexuales puede acelerar el aislamiento eventualmente, por ejemplo, cuando las hembras prefieren emparejarse con machos con dialecto local (porque esto indicaría la posesión de adaptaciones a las condiciones locales; Grant y Grant, 1996). En estos casos, la diferenciación acústica contribuiría a la formación de barreras reproductivas, con consecuencias sobre la diversidad y el flujo génico entre poblaciones (Patten et al., 2004).

Efectos de la pérdida de hábitat

Cuando el hábitat de una especie se fragmenta, el área disponible y las poblaciones que soporta se reducen (Bender et al., 1998). Laiolo y Tella (2007a) demostraron que el declive del tamaño poblacional en la alondra de Dupont (*Chersophilus duponti*) se asocia a una disminución de la diversidad del canto de los individuos (otros ejemplos están disponibles en la **Tabla 1**). El declive demográfico puede desencadenar fenómenos genéticos de deriva génica, endogamia y cuellos de botella que erosionan la diversidad genética, y al mismo tiempo causar una pérdida de diversidad del repertorio del canto: Una insuficiencia en el número de individuos adultos tutores en poblaciones pequeñas resulta especialmente crítica para los jóvenes que tienen que aprender sus vocalizaciones en un contexto social pobre (Mundinger, 1980). La erosión del repertorio acústico puede ser rápida, pero al mismo tiempo se espera que la tendencia pueda ser revertida más rápidamente respecto a los análogos genéticos (Thielcke, 1972).

La variación de la señal acústica en poblaciones pequeñas puede depender también de causas genéticas. En el grillo *Teleogryllus commodus*, por ejemplo, la endogamia condiciona directamente las propiedades acústicas de las señales (Drayton et al., 2007). En otros casos, es la falta de interacción entre machos la que disminuye la intensidad de la selección sexual y de las señales asociadas. En la araña (*Hygrolycosa rubrofasciata*) la intensidad del cortejo, medida a través de la tasa de tamborileo, disminuye (Ahitainen et al., 2004) como consecuencia del reducido tamaño de las poblaciones. Un fenómeno parecido se observó en la alondra de Dupont, cuya tasa de canto disminuye en poblaciones pequeñas (Laiolo y Tella, 2008).

Muchas de las señales mencionadas anteriormente tienen un papel importante en la reproducción, y pueden ser señales honestas de la calidad de los individuos. Si la calidad o cantidad de la señalización cambia con la intensidad de interacciones (por ejemplo, entre jóvenes y machos tutores, o entre machos que compiten por el emparejamiento), y la eficacia biológica de los individuos depende del nivel de facilitación social ejercida por los coespecíficos, la reducción del tamaño poblacional podría generar efectos negativos tanto a nivel de individuo como de población (Laiolo et al., 2008).

Transformación de la matriz de hábitat

Los impactos debidos a la conversión y degradación del hábitat interactúan en muchos paisajes rurales (Laiolo, 2005) y, al conllevar alteraciones en la distribución de las especies y dispersión de los individuos, pueden llegar a afectar a los sistemas de comunicación. Se han documentado cambios en la distribución de los dialectos de regiones enteras en varias poblaciones

de aves a causa de cambios a gran escala en las prácticas agrícolas o forestales, y en el nivel de urbanización (en Europa: *Miliaria calandra*; (Holland et al., 1996), *Loxia* spp. (Förschler y Kalko, 2009); en America: *Zonotrichia leucophrys nuttalli* (Trainer, 1983), *Zonotrichia leucophrys pugetensis* (Chilton y Lein, 1996), *Amphispiza belli* (Rich, 1981), *Dolichonyx oryzivorus* (Avery y Oring, 1977), *Zonotrichia capensis* (Lougheed et al., 1989, Tubaro et al., 1993, Lijtmaer y Tubaro, 2007), en Australia: *Barnardius zonarius* (Baker, 2000); y en Oriente Medio: *Nectarinia osea* (Leader et al., 2000)). En estas especies, la agricultura ha alterado la distribución de los hábitats, muchos de éstos de origen antrópico, y con ella ha cambiado la distribución de los grupos dialectales.

Smith y coautores (2003) han evidenciado un efecto de la pérdida y degradación de hábitat generadas por el fuego en la distribución de clases de edad de poblaciones de la rana *Spicospina flammocaerulea*. Esta variación ha determinado un cambio en las propiedades físicas del sonido, en particular de las frecuencias, que son edad-dependientes en este taxón.

Las rotaciones agrícolas o forestales, y las asociadas a cambios en la estructura del hábitat (por ejemplo de la vegetación), generan potencialmente nuevas fuerzas selectivas sobre los sistemas de comunicación animal (Wright et al., 2008). En algunos casos promueven adaptaciones al nuevo medio de comunicación, mientras que en otros, si la especie no responde plásticamente, comprometen la transmisión de la información acústica (Rabin y Greene, 2002; Lijtmaer y Tubaro, 2007).

Efecto borde

El aumento de los márgenes en los sistemas fragmentados disminuye la interacción entre vecinos separados por pequeñas barreras de hábitat, afectando a la magnitud de la competencia intrasexual y a las señales que la median. En el caso de la alondra de Dupont, cuyos machos copian el canto de sus vecinos para señalar su agresividad, la imitación es menos fiel si el vecino se encuentra al otro lado de una barrera de hábitat inhóspito, como es el caso de los cultivos. Este vecino, por tanto, desencadena una reacción agresiva de menor magnitud respecto a los machos que se encuentran dentro del mismo fragmento de hábitat (Laiolo y Tella, 2005).

Conclusiones

En esta revisión se muestra que la fragmentación antropogénica puede provocar la evolución de los sistemas de comunicación en varios tipos de hábitat (bosque, matorral y estepa, hábitats urbanos y agrícolas) y continentes. En algunos casos, esta variación es neutral o adaptativa y la respuesta muy rápida, hecho que sugiere que los sistemas de comunicación sean buenos indicadores de cambio y puedan anticipar fenómenos de diferenciación en otros rasgos (Laiolo y Tella 2006; Wright et al., 2008). Sin embargo, la fragmentación también desencadena respuestas con potenciales efectos negativos sobre individuos y poblaciones. La divergencia de las señales sexuales en poblaciones aisladas forzosamente por la actividad humana pueden, por ejemplo, contribuir a estructurar las poblaciones a causa del aislamiento pre-reproductivo mediado por señales sexuales (Patten et al., 2004; Laiolo y Tella 2005). Así mismo, se pueden generar problemas en la reproducción por falta de facilitación social (debido a la erosión de la diversidad acústica en poblaciones pequeñas), y afectar a su viabilidad (Laiolo et al., 2008). Aplicada a la conservación de poblaciones fragmentadas, la herramienta bioacústica puede ayudar a detectar fenómenos de aislamiento o de declive poblacional en una fase temprana, y complementar los resultados de otras disciplinas, como por ejemplo la genética o la fisiología de la conservación.

Agradecimientos

Agradecemos a Javier Pérez Tris, Daniel García y a un revisor anónimo por las constructivas sugerencias que han ayudado a mejorar notablemente el texto.

Referencias

- Ahitiainen, J.J., Alatalo, R.V., Mappes, J., Vertainen, L. 2004. Decreased sexual signaling reveals reduced viability in small populations of the drumming wolf spider *Hygrolycosa rubrofasciata*. *Proceedings of the Royal Society of London B* 271:1839-1845.
- Andrén, H. 1994. Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat: a review. *Oikos* 71:355-366.
- Avery, M., Oring, L.W. 1977. Song dialects in the Bobolink (*Dolichonyx oryzivorus*). *The Condor* 79:113-118.
- Baker, M.C. 2000. Cultural diversification in the flight call of the ringneck parrot in western Australia. *The Condor* 102:905-910.

- Bender, D.J., Contreras, T.A., Fahrig, L. 1998. Habitat loss and population decline: a meta-analysis of the patch size effect. *Ecology* 79:517-533.
- Bradbury, J.W., Vehrencamp, S.L. 1998. *Principles of animal communication*. Sinauer Associates, Sunderland, MA, USA.
- Briefer, E., Osiejuk, T.S., Rybak, F., Aubin, T. 2010. Are bird song complexity and sharing shaped by habitat structure? An information theory and statistical approach. *Journal of Theoretical Biology* 262:151-164.
- Cadena, C.D., Lopez-Lanus, B., Bates, J.M., Krabbe, N., Rice N.H., Stiles F.G., Palacio J.D., Salaman P. 2007. A rare case of interspecific hybridization in the tracheophone suboscines: Chestnut-naped Antpitta Grallaria nuchalis x Chestnut-crowned Antpitta G. ruficapilla in a fragmented Andean landscape. *Ibis* 149:814-825.
- Chilton, G., Lein, M.R. 1996. Long-term changes in songs and song dialect boundaries of Puget sound white crowned sparrows. *Condor* 98:567-580.
- Claridge, M.F., Morgan, J.C. 1993. Geographical variation in the acoustic signal of the planthopper, Nilaparvata bakeri (Muir), in Asia: species recognition and sexual selection. *Biological Journal of the Linnean Society* 48:267-281.
- Currie, D., Valkama, J. 2000. Population density and the intensity of paternity assurance behaviour in a monogamous wader: the Curlew Numenius arquata. *Ibis* 142:372 -381.
- Donovan, T.M., Lamberson, R.H. 2001. Area-sensitive distributions counteract negative effects of habitat fragmentation on breeding birds. *Ecology* 82:1170-1179.
- Drayton, J.M, Hunt J., Brooks, R., Jennions, M.D. 2007 Sounds different: inbreeding depression in sexually selected traits in the cricket Teleogryllus commodus. *Journal of Evolutionary Biology* 20:1138-1147.
- Fahrig, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematic* 34:487-515.
- Förschler M.I., Kalko E.K.V. 2009. Vocal types in crossbill populations (Loxia spp.) of Southwest Europe. *Journal of Ornithology* 150:17-27.
- Gammon, D.E., Backer, M.C., Topton, J.R. 2005. Cultural divergence within novel song in the black-capped chickadee (Poecile atricapillus). *The Auk* 122:853-871.
- Grant, P.R., Grant, B.R. 1996. Cultural inheritance of song and its role in the evolution of Darwin's finches. *Evolution* 50:2471-2487.
- Grant, P. R., Grant, B.R. 2006. Evolution of character displacement in Darwin's Finches. *Science* 313:224-226.
- Hanski I. 1999. *Metapopulation ecology*. Oxford University Press. Oxford, UK.
- Herrera, J.M. 2011. La importancia de la matriz en el mantenimiento de la biodiversidad en hábitats fragmentados. De la teoría ecológica al desarrollo de estrategias de conservación. *Ecosistemas* 20(2-3):21-35.
- Holland, J., McGregor, P.K., Rowe, C.L. 1996. Changes in microgeographic song variation of the Corn Bunting Miliaria calandra. *Journal of Avian Biology* 27:47-55.
- Janik, V.M., Slater, P.B. 1997 Vocal learning in mammals. *Advances in the Study of Behaviour* 26:59-99.
- Kroodsma, D.E., Baylis, J.R. 1982. A world survey of evidence for vocal learning in birds. En: Kroodsma, D.E., Miller, E.H. (eds.). *Acoustic communication in birds*, pp. 311-337. Academic Press 2, New York, USA.
- Kroodsma, D.E., Byers, B.E., Halkin, S.L., Hill, C., Minis, D., Bolsinger, J.R., Dawson, J., Donelan, E., Farrington, J., Gill, F.B., Houlihan, P., Innes, D., Keller, G., Macaulay, L., Matantz, C.A., Ortiz, J., Stoddart, P.K., Wilda, K. 1999. Geographic variation in black-capped chickadee songs and singing behavior. *The Auk* 116:387-482.

- Laiolo, P., 2005. Spatial and seasonal patterns of bird communities in Italian agroecosystems. *Conservation Biology* 19:1547-1556.
- Laiolo, P. 2008. Characterizing the spatial structure of songbird cultures. *Ecological Applications* 18:1174-1780.
- Laiolo P. 2010. The emerging significance of bioacoustics in animal species conservation. *Biological Conservation* 143:1635-1645.
- Laiolo P., Obeso J.R., Roggia Y. 2011. Mimicry as a novel pathway linking biodiversity functions and individual behavioural performances. *Proceedings of the Royal Society B* 278:1072-1081.
- Laiolo, P., Tella, J.L. 2005. Habitat fragmentation affects culture transmission: patterns of song matching in Dupont's lark. *Journal of Applied Ecology* 42:1183-1193.
- Laiolo, P., Tella, J.L. 2006. Landscape bioacoustics allows detection of the effects of habitat patchiness on population structure. *Ecology* 87:1203-1214.
- Laiolo, P., Tella, J.L. 2007a. Erosion of animal cultures in fragmented landscapes. *Frontiers in Ecology and the Environment* 5:68-72.
- Laiolo, P., Tella, J.L. 2007b. Vocal diversity patterns – Reply. *Frontiers in Ecology and Environment* 8:406-407.
- Laiolo, P., Tella, J.L. 2008. Social determinants of songbird vocal activity and implications for the persistence of small populations. *Animal Conservation* 11:433-441.
- Laiolo, P., Vögeli, M., Serrano, D., Tella, J.L. 2008. Song diversity predicts the viability of fragmented bird populations. *PLOS ONE* 3:e1822.
- Leader, N., Wright, J., Yom-Tov, Y. 2000. Microgeographic song dialects in the orange-tufted sunbird (*Nectarinia osea*). *Behaviour* 137:1613-1627.
- Lijtmaer, D.A., Tubaro, P.L. 2007. A reversed pattern of association between song dialects and habitat in the rufous-collared sparrow. *The Condor* 109:658-667.
- Lougheed, S.C., Lougheed, A.J., Rae M, Handford, P. 1989. Analysis of a dialect boundary in chaco vegetation in the rufous-collared sparrow. *The Condor* 91:1002-1003.
- Luther, D., Baptista, L. 2010. Does urban noise influence the cultural evolution of bird songs? *Proceedings of the Royal Society B* 277:469-473.
- Mundinger, P.C. 1980. Animal cultures and a general theory of cultural evolution. *Ethology and Sociobiology* 1:183-223.
- Patten, M.A., Rotenberry, J.T., Zuk, M. 2004. Habitat selection, acoustic adaptation, and the evolution of reproductive isolation. *Evolution* 58:2144-2155.
- Podos, J., Warren, P.S. 2008. The evolution of geographic variation in birdsong. *Advances in the Study of Behaviour* 37:403-458.
- Rabin, L.A., Greene, C.M. 2002. Changes to acoustic communication systems in human-altered environments. *Journal of Comparative Psychology* 116:137-141.
- Rendell, L.E., Whitehead, H. 2003. Vocal clans in sperm whales (*Physeter macrocephalus*). *Proceedings of the Royal Society B* 270:225-231.
- Rich, T. 1981. Microgeographic variation in the song of the sage sparrow. *The Condor* 83:113-119.
- Rivera-Gutierrez HF, Matthysen E, Adriaensen F, Slabbekoorn H. 2010. Repertoire sharing and song similarity between great tit males decline with distance between forest fragments. *Ethology* 116:951-960.

- Rogers, D.J. 2003. Geographic song variation within and between populations and subspecies of the rufous bristlebird, *Dasyornis broadbenti*. *Australian Journal of Zoology* 51:1-14.
- Seibt, U., Wickler, W., Kleindienst, H.U., Sonnenschein, E. 2002 Structure, geography and origin of dialects in the traditive song of forest weaver *Ploceus bicolor sclateri* in Natal S. Africa. *Behaviour* 139:1237-1269.
- Slater, P.J.B. 1986. The cultural transmission of bird song. *Trends in Ecology and Evolution* 1:94-97.
- Smith, M.J., Smith, J. D., Roberts, T., Hammond, J., Davis, R.A. 2003. Intraspecific variation in the advertisement call of the sunset frog *Spicospina flammocaerulea* (Anura: Myobatrachidae): a frog with a limited geographic distribution. *Journal of Herpetology* 37:285-291.
- Smith, T.B., Mila, B., Grether, G.F., Slabbekoorn, H., Sepil, I. Buermann, W., Saatchi, S., Pollinger, J.P. 2008. Evolutionary consequences of human disturbance in a rainforest bird species from Central Africa. *Molecular Ecology* 17:58-71.
- Thielcke, G. 1972. On the origin of divergence of learned signals (songs) in isolated populations. *Ibis* 115:511-16.
- Trainer, J.M 1983. Changes in song dialect distributions and microgeographic variation in song of white-crowned sparrows (*Zonotrichia leucophrys nuttalli*). *The Auk* 100:568-582.
- Tubaro, P.L., Segura, E.T., Handford, P. 1993. Geographic variation in the song of the rufous-collared sparrow in Eastern Argentina. *The Condor* 95:588-595.
- Valderrama, S.V., Parra, J.E., Mennill, D.J. 2007. Species differences in the songs of the critically endangered Niceforo's wren and the related rufous-and white wren. *The Condor* 109:870-877.
- Westcott, D.A., Kroon, F.J. 2002. Geographic song variation and its consequences in the golden bowerbird. *The Condor* 104:750-760.
- White, F.W.G. 1985. Microgeographic variation in the song of the Olive Whistler in Kosciusko National park. *Emu* 85:181-187.
- White, F.W.G .1987. Macrogeographic variation in the song of the Olive Whistler in Australia. *Emu* 87:14-25.
- Wolf, J.B, Brodie E.D. III, Moore, A.J. 1999. Interacting phenotypes and the evolutionary process. II. Selection resulting from social interactions. *American Naturalist* 153:254-266.
- Wright, T.F., Dahlin, C.R., Salinas-Melgoza, A. 2008. Stability and change in vocal dialects of the yellow-naped amazon. *Animal Behaviour* 76:1017-1027.