



Universidad de Buenos Aires  
Facultad de Ciencias Exactas y Naturales  
Carrera de Ciencias Biológicas

**ADAPTACIÓN ACÚSTICA DEL CANTO DEL  
CHINGOLO (*ZONOTRICHIA CAPENSIS*) A UNA  
FUENTE NATURAL DE RUIDO AMBIENTAL**

**Tesis para optar por el título de Licenciada en Cs. Biológicas**

**Autora: Elisabet Canale**

**Director de tesis: Dr. Pablo L. Tubaro**

**Lugar de Trabajo: División Ornitología - Museo Argentino de Ciencias Naturales  
“Bernardino Rivadavia” (MACN-CONICET)**

Marzo 2023

## AGRADECIMIENTOS

A Pablo Tubaro, por darme la oportunidad de trabajar en un excelente grupo y ser un director considerado y paciente. Estuvo siempre dispuesto a reunirme, orientarme cuando estaba perdida, compartirme sus conocimientos tanto en lo académico como en lo profesional y brindarme todas las herramientas para poder desempeñarse. Este trabajo resultó todo un desafío personal, él me ayudó a poder transitarlo. Gracias por la confianza.

A la UBA en general y la FCEyN en particular. A todo el grupo de la División de Ornitología del Museo de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia. Desde que comencé en la pasantía de Barcode me sentí muy bienvenida y eso me ayudó a tomar el valor para emprender este trabajo de investigación. A Darío, Yoli y Lau que me acompañaron y guiaron desde el comienzo. A Ceci por la buena onda y la campaña compartida. A Eli por sus consejos. A Majo, Belu, Pri y Eze por el compañerismo.

A mi familia. No hay palabras que puedan describir lo mucho que su apoyo me ayudó a llevar esta tesis adelante y poder finalizar con la carrera. No fue fácil cerrar el ciclo, menos hubiera sido sin ustedes. A mamá y papá, al vieja, a Guada. A Mamama, que fue mi refugio en muchos momentos.

A mis amigas y amigos de la facu, esas personas con quienes nos hicimos compañía a lo largo de esta larga carrera. A Fer, que me hizo el aguante en todo, desde las decisiones más cuestionables hasta las más certeras y me dió ánimos cuando ya no los tenía.

A la Richard Lounsbery Foundation, por permitir que fuera posible.

# ÍNDICE

RESUMEN	3
INTRODUCCIÓN	5
Importancia de la comunicación acústica	5
La transmisión acústica en relación con el ambiente y cómo influye en la estructura del canto de las aves	5
Efecto del ruido ambiental: lo que se conoce y lo que no	8
El chingolo como modelo de estudio	9
OBJETIVOS E HIPÓTESIS	10
MATERIALES Y MÉTODOS	11
Área de estudio	11
Trabajo de campo	12
Análisis espectrográfico	13
Análisis estadístico	15
RESULTADOS	17
Variables del canto	17
Perfiles de ruido ambiente	20
DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES	23
Efecto del ambiente sobre la estructura del canto del chingolo	23
¿Evolución biológica, evolución cultural o plasticidad comportamental?	25
Conclusiones	27
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	28

## RESUMEN

La transmisión de señales acústicas a distancia está entrelazada con el ambiente y restringida por el ruido. Las aves han demostrado que pueden ajustar sus cantos para evitar el efecto de enmascaramiento del ruido tanto en ambientes naturales como antropogénicos. En particular, es poco lo que se conoce sobre el efecto del ruido de las olas en la estructura del canto de aves. En este estudio se analizaron los cantos de chingolos (*Zonotrichia capensis*) que viven a diferentes distancias de la costa en la Provincia de Buenos Aires, Argentina. En enero del 2020 se grabaron 30 individuos que viven sobre la línea de costa o en tierra adentro (donde el sonido de las olas o “surf noise” es inexistente). Además, se midieron los niveles de ruido ambiente. Los análisis espectrográficos mostraron que los trinos de individuos costeros tienen una mayor frecuencia mínima y ancho de banda menor, en comparación a los que viven tierra adentro. También se encontraron diferencias en las frecuencias enfatizadas de los cantos. Respecto al análisis del ruido ambiental, se encontró que en la zona del interior hay un mayor decrecimiento de la intensidad del ruido con el aumento de la frecuencia. En la presente tesis se interpretan estos resultados como una evidencia de que los chingolos que viven cerca de la costa modifican sus cantos para evitar el efecto de enmascaramiento producido por el ruido de frecuencias bajas generados por la rompiente de las olas.

**Palabras claves:** bioacústica, *Zonotrichia capensis*, enmascaramiento, ruido ambiental, surf noise.

## **Acoustic adaptation of the Rufous-collared Sparrow's song (*Zonotrichia capensis*) to a natural source of environmental noise**

Acoustic signal transmission is deeply intertwined with the surrounding environment and is constrained by noise. Birds have been shown to adjust their songs to avoid the masking effect of both natural and anthropogenic noise. In particular, there's little known about the effect of surf-noise on the song structure of birds. Here, an analysis of this effect based on Rufous-collared Sparrows (*Zonotrichia capensis*) living at different distances from the coastal environment in central Argentina is discussed. In January 2020 the songs of 30 individuals living close to the coast or far inland (where the surf-noise is negligible) were recorded. Ambient noise levels were also measured. The spectrographic and data analysis showed that the trills of coastal individuals have higher minimum frequencies and narrower bandwidths compared to those of the inland. Differences were also found between emphasized frequencies. Regarding the ambient noise, a faster decrease of the noise's amplitude with the rising of the frequency was found at the inland site. In this thesis these results are interpreted as evidence that Rufous-collared Sparrows living near the surf zone modify their song to avoid the masking effect produced by the low frequency noise generated by sea waves.

# INTRODUCCIÓN

## **Importancia de la comunicación acústica**

Las vocalizaciones de las aves son fundamentales para la comunicación con otros miembros de su misma especie, ya que el acústico es un canal ideal de transferencia de información a grandes distancias a un costo energético relativamente bajo en comparación a otros tipos de señalización. La comunicación acústica, además, puede utilizarse tanto de forma nocturna como diurna, y las señales acústicas pueden transmitirse en ambientes con obstáculos entre el emisor de la señal y el receptor. La importancia de la comunicación acústica en las aves reside en que juega un rol central en el reconocimiento e identificación de individuos, la defensa de territorios y la búsqueda de pareja durante la estación reproductiva (Catchpole & Slater 2008).

## **La transmisión acústica en relación con el ambiente y cómo influye en la estructura del canto de las aves**

Una vez que son emitidos y a medida se propagan por el ambiente, los cantos sufren diferentes alteraciones. Por un lado, disminuyen la intensidad de la señal debido al fenómeno de expansión esférica<sup>1</sup>. El sonido a su vez, cuando se transmite a través de ambientes naturales, puede sufrir un exceso de atenuación, es decir, que la señal se debilite aún más de lo que se debilita por el fenómeno de expansión esférica. Este exceso puede ser causado por: la absorción atmosférica, dependiente de la humedad y temperatura del aire (ya que la energía puede perderse a nivel molecular cuando el sonido pasa de un medio a otro); el suelo, que absorbe parte de la energía del sonido; y la dispersión del haz de sonido generado por heterogeneidades u objetos del medio de propagación que, dependiendo de la relación entre la longitud de onda del sonido y la dimensión de la heterogeneidad, puede estar dada por reflexión, refracción o difracción.

---

<sup>1</sup> Las aves pueden considerarse como una fuente de sonido puntual. Es decir, las señales se propagan en el aire en forma de ondas esféricas y disminuyen en amplitud según se alejan de la fuente, donde por cada vez que se duplica la distancia ( $r$ ) recorrida la intensidad de sonido disminuye en 6 dB, dado por la fórmula  $10 \log (2r/r)^2 = 6 \text{ dB}$ .

Por otro lado, las señales acústicas también pueden sufrir degradación<sup>2</sup> al propagarse en ambientes naturales. Posibles fuentes de degradación son las celdas de temperatura y/o calor (turbulencias atmosféricas) que generan fluctuaciones en la intensidad de energía de las ondas de sonido que las atraviesan. Además, la degradación también puede surgir gracias a la reverberación (acumulación de ecos), producida principalmente por superficies dispersivas como la vegetación. Estos tipos de degradación afectan patrones temporales de amplitud o modulación de intensidad de la señal, más que a patrones de modulación de frecuencia (Wiley & Richards 1978, 1982; Richards & Wiley 1980).

Existen distintas formas de mejorar la comunicación acústica a larga distancia. Las aves pueden disminuir el efecto de la degradación y de la interferencia por otros sonidos al seleccionar los tiempos y ubicaciones más favorables para la transmisión de la señal; codificar las señales en patrones que tengan una similitud mínima a los patrones de otras perturbaciones en el medio; codificar la información en la modulación de la frecuencia; y ser redundantes, lo que permite al receptor predecir la señal entera a partir de una parte de ella o al promediar señales. La redundancia en las señales acústicas puede incluir secuencias temporales estereotipadas de sonidos, a menudo repeticiones simples (Richards & Wiley 1980).

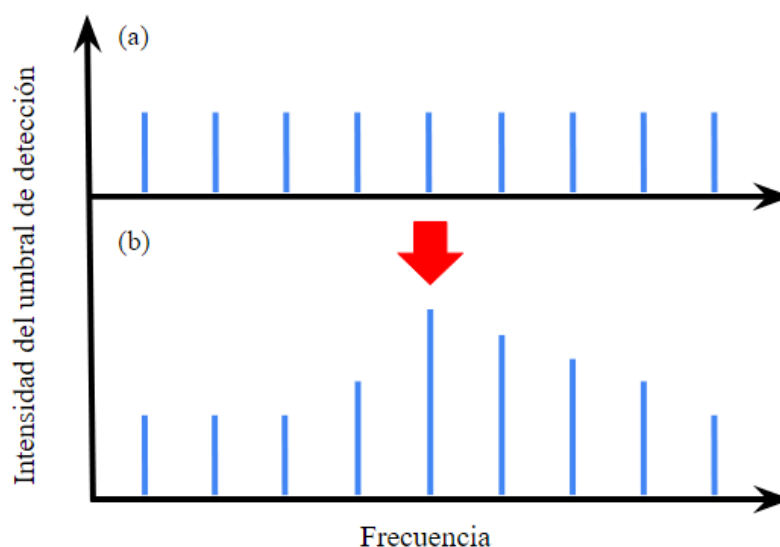
Se ha postulado, entonces, que el ambiente puede actuar como una fuerza selectiva sobre las señales acústicas, favoreciendo o no características particulares de las mismas. Esto significa que la estructura de las vocalizaciones puede variar en algunas especies de aves dependiendo del ambiente que éstas habitan para disminuir el efecto de la atenuación y la degradación de la señal entre el emisor y posibles receptores (Hipótesis de Adaptación Acústica; Morton 1975, Rothstein & Fleischer 1987). Se sabe, por ejemplo, que las aves que viven en bosques a menos de un metro de altura, donde hay una ventana acústica de menor atenuación, suelen producir tonos puros y cantar en un rango de frecuencias relativamente angosto. Mientras, se ha visto en algunas aves de ambientes abiertos que las vocalizaciones contienen variaciones en forma de trinos o modulaciones rápidas de amplitud. En este último caso, la principal fuente de degradación suele ser la presencia de celdas de temperatura o de viento que inducen a fluctuaciones en la amplitud del canto al

---

<sup>2</sup> Toda alteración de la señal con respecto a la emitida, ya sea en la dimensión temporal, distribución de la energía o en la amplitud.

atravesarlas generando, por ejemplo, una diferencia entre la cantidad de notas emitidas y las percibidas por el receptor (Morton 1975; Wiley 1991).

Otro factor importante que puede influir en la estructura del canto es el ruido<sup>3</sup> ambiental. Uno de los mayores determinantes del espacio activo<sup>4</sup> para las vocalizaciones son el nivel y las características temporales y espectrales del ruido de fondo (Klump 1996). Una consecuencia directa de la presencia del ruido en los distintos ambientes es el llamado efecto de enmascaramiento, que ocurre cada vez que la habilidad del receptor de distinguir un sonido disminuye por la presencia de otros sonidos (Goldstein 2009) (Figura 1). Una estrategia que tienen las aves para contrarrestar este fenómeno es, por ejemplo, modificar el rango de frecuencias generadas para que se encuentren por encima de las frecuencias influenciadas por el ruido enmascarante.



**Figura 1.** Resultados de un experimento de enmascaramiento (figura modificada de Goldstein 2005). **(a)** Umbrales de detección para cada frecuencia de prueba (barras azules) a lo largo de un rango de frecuencias en ausencia de ruido. **(b)** Umbrales de detección para cada frecuencia en presencia de un sonido enmascarante (flecha roja) dado a una determinada frecuencia. Se observa que los umbrales de detección aumentan particularmente con las frecuencias cercanas al ruido enmascarante.

<sup>3</sup> El ruido lo definimos como cualquier otro sonido que no forma parte de la señal emitida.

<sup>4</sup> Espacio activo es el volumen del espacio dentro del cual la señal está por encima del umbral de detección del receptor.



## **Efecto del ruido ambiental: lo que se conoce y lo que no**

En los últimos años muchos estudios observacionales y experimentales han evaluado el efecto del ruido antropogénico en la estructura del canto de las aves: cambios en la amplitud, frecuencias, duración y sincronización permitirían reducir su efecto y mejorar la comunicación (Brumm 2006; Halfwerk & Slabbekoorn 2009; Job et al. 2016; Goodwin & Podos 2013). Asimismo, existen fuentes naturales de ruido ambiental tanto de origen biológico (típicamente los cantos producidos por otras especies de aves, anfibios e insectos) como no biológicos (principalmente generados por el viento o masas de agua en movimiento). El ruido de fondo producido de forma no biológica en ambientes naturales, junto con el antropogénico, constituyen un sonido constante de alta energía y baja frecuencia que enmascara señales acústicas utilizadas por muchas especies de aves (Wiley & Richards 1978; Slabbekoorn 2013). Bajo dichas condiciones muchas especies de aves tienen la capacidad de adaptar sus vocalizaciones al entorno. Se ha demostrado, por ejemplo, que el pingüino rey (*Aptenodytes patagonicus*) responde ante las restricciones acústicas impuestas por el viento al momento de vocalizar y mantiene eficiente la comunicación a través del aumento de tanto el número de los llamados emitidos como del número de sílabas por llamado (Lengagne et al. 1999).

En contraste, poco es lo que se sabe acerca del efecto del ruido producido por masas de agua en movimiento sobre las vocalizaciones de aves expuestas a dicha fuente de ruido. En zonas del Himalaya donde hay torrentes se encontraron convergencias acústicas en las vocalizaciones de ranas (subgénero *Rana*) y una especie de ave (género *Phylloscopus*), consistentes en el uso de secuencias cortas, de notas cortas y con anchos de banda estrechos (Dubois & Marten 1984). Otro estudio comparó la estructura de los cantos de dos subespecies de playeros (*Tringa*<sup>5</sup> *semipalmata*), donde una nidifica sobre la costa Atlántica (*T. s. semipalmata*) y la otra en el interior del continente (*T. s. inornata*), y encontró diferencias posiblemente relacionadas con el ruido ambiental al que cada una estaba sometida (Douglas & Conner 1999). En este caso, se vió que la vocalización de la subespecie costera tiene un rango de frecuencias mínimas mayores a la continental, lo cual disminuiría el enmascaramiento producido por el ruido intenso a bajas frecuencias de las olas. Además, los cantos costeros demostraron tener una duración más corta y un ritmo de

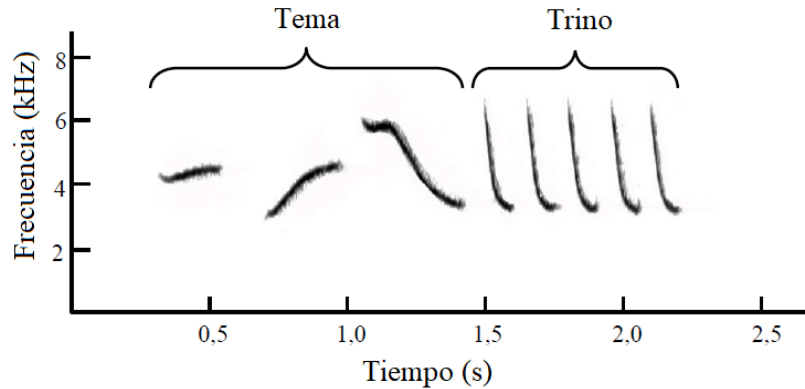
---

<sup>5</sup> Anterior género *Catoptrophorus* sp.

vocalizaciones mayor en respuesta a las ventanas de bajo ruido ambiental que se dan entre trenes de olas. Algo similar se encontró en las barbudas, aves piciformes africanas que pertenecen al género *Pogoniulus*, donde las especies costeras tienen cantos con una frecuencia dominante mayor a las continentales (Sebastianelli et al. 2021); y en los chingolos de corona blanca (*Zonotrichia leucophrys*) donde hay una reducción del ancho de banda de frecuencia dado por un aumento de las frecuencias mínimas de los cantos cercanos a la costa (Davidson et al. 2017).

### **El chingolo como modelo de estudio**

La elección del chingolo (*Zonotrichia capensis*) como modelo de estudio obedece a varias razones. En particular, es un ave passeriforme muy abundante con una amplia distribución que se extiende desde el sur de México hasta Tierra del Fuego y que habita una gran diversidad de ambientes desde el nivel del mar hasta los 4500 msnm. Posee además un canto simple compuesto por una introducción o “tema” formado por un número variable de notas silbadas, y un “trino” final que consiste en la repetición más o menos rápida de una nota con una marcada modulación descendente de frecuencia (Figura 2). Las características del trino varían según el lugar y permiten definir diferentes dialectos que se correlacionan principalmente con la estructura de la vegetación (Nottebohm 1969, 1975, Handford & Nottebohm, 1976, Handford 1981, 1988, Loughheed et al. 1989, Handford & Loughheed 1991, Tubaro et al. 1993, Tubaro & Segura 1994, Kopuchian et al. 2004, García et al. 2015). Además, se han descrito variaciones locales que estarían asociadas a fuentes de ruido antropogénico, donde ocurre una modificación en la estructura del canto a lo largo de un gradiente desde espacios urbanos a rurales en Bahía Blanca, Argentina (Laiolo 2011). Todo esto hace pensar que *Zonotrichia capensis* podría también presentar variaciones de canto asociadas a otras fuentes de ruido pero de origen natural como el generado por la rompiente de las olas.



**Figura 2.** Sonograma (frecuencia en función del tiempo) de un canto típico de chingolo donde se indican el tema y el trino.

## OBJETIVOS E HIPÓTESIS

En este contexto, los objetivos de esta tesis de licenciatura son: 1) estudiar si hay diferencia entre la estructura del canto de chingolos de un mismo dialecto, pero que difieren en su proximidad a la línea de costa y por lo tanto en su exposición a una fuente prevalente de ruido ambiental como es el ruido de las rompientes de las olas; 2) analizar la estructura del ruido ambiental cercano y lejano a la costa, y 3) comparar las características de los cantos y los perfiles de ruido ambiental a los efectos de establecer si las variaciones podrían estar vinculadas a la reducción del efecto de enmascaramiento de la señal producidas por el ruido de las olas.

Las hipótesis de este trabajo son:

- 1) Existe una asociación entre las estructuras del canto y el ambiente en el área de estudio.
- 2) Los perfiles de ruido ambiental difieren entre el ambiente cercano y el lejano a la costa.
- 3) Las características acústicas de los cantos de los chingolos cercanos a la costa, (tales como la presencia de frecuencias más agudas) permitirían reducir el efecto de enmascaramiento de la señal producido por el ruido de las olas (que es de muy baja frecuencia).

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Área de estudio

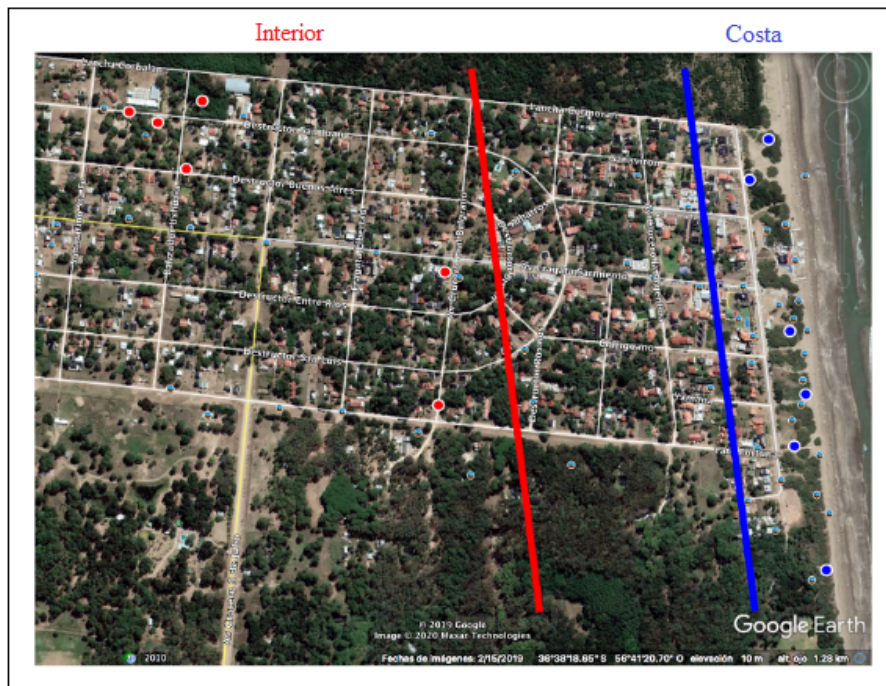
El área de estudio abarcó una extensión de 1000 metros de ancho a lo largo de 10 kilómetros de costa entre las localidades de Aguas Verdes, La Lucila del Mar, San Bernardo, Mar de Ajó y Nueva Atlantis, en el Partido de la Costa, Provincia de Buenos Aires. En este sector la playa es relativamente reducida, por lo que la zona de rompiente de las olas está próxima a las dunas costeras vegetadas (Figura 3A). Hacia el interior se desarrollan diferentes urbanizaciones y bosques implantados (Figura 3B). A varios cientos de metros de la costa se encuentran áreas abiertas con vegetación herbácea (Figura 3C).



**Figura 3.** Imágenes representativas de la fito y geomorfología del área de estudio. A: zona de costa. B: zona urbanizada. C: zona natural del interior.

## Trabajo de campo

Durante los días del 7 a 21 de enero del 2020 se obtuvieron grabaciones de los cantos de un total de 30 ejemplares adultos de chingolo, 18 ubicados a menos de 200 m de la línea de costa (grupo Costa, ver Figura 4) y 12 en la banda comprendida entre los 500 y 1000 m de la línea de costa (grupo Interior). Dado que los chingolos vocalizan dentro de sus territorios y a los efectos de evitar la pseudorreplicación, la distancia mínima entre ejemplares grabados fue superior a los 50 m, siguiendo el criterio adoptado por Nottebohm (1969). Para evitar la degradación de la señal, la distancia de grabación al individuo fue reducida, comprendida normalmente entre los 5 y 20 metros.



**Figura 4.** Imagen satelital de Aguas Verdes, una de las localidades muestreadas, donde se indicaron a modo de ejemplo las ubicaciones de las grabaciones tomadas. A la izquierda se encuentran marcados con círculos rojos las ubicaciones de los 6 individuos muestreados en la categoría “interior”; a la derecha se encuentran marcados con círculos azules las ubicaciones de 6 de los individuos muestreados en la categoría “costa”. Las líneas se presentan a modo de ilustración y señalan, en azul, el límite más distal de la categoría “costa” y, en rojo, el límite más próximo a la costa de la categoría “interior”.

Las grabaciones se realizaron con el software Rode Rec V.2.9.46 corriendo en un iPhone 7. Los parámetros de grabación se mantuvieron constantes a lo largo de todo el estudio, destacando una velocidad de muestreo de 44,1 kHz y 24 bits de profundidad y un formato no comprimido tipo “wav”. Cada registro fue georreferenciado y acompañado de fotografías. Para cada ejemplar se registraron entre 3 y 20 cantos completos.

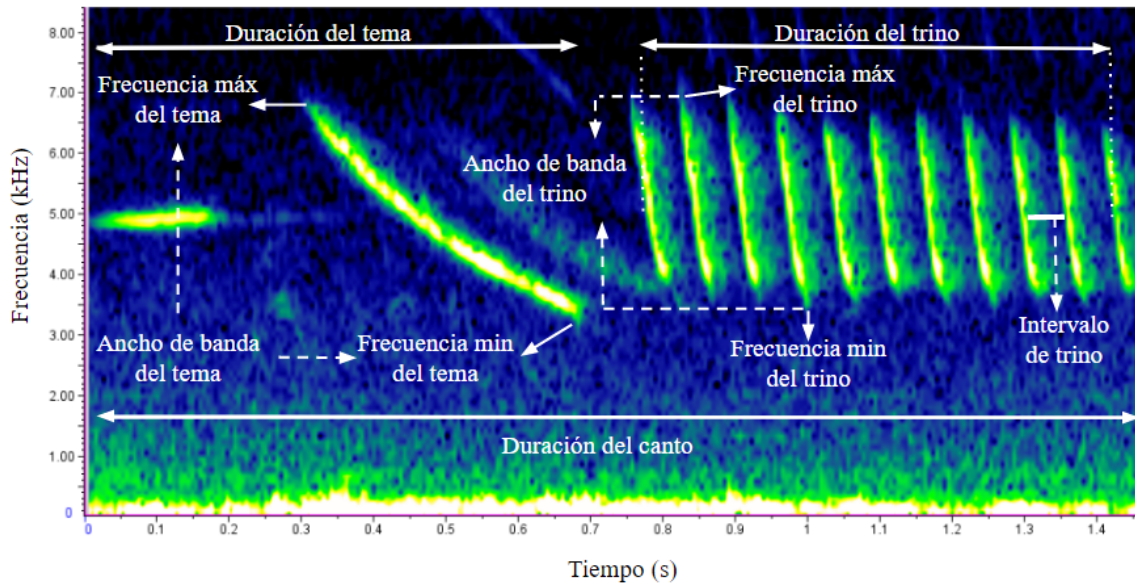
### **Análisis espectrográfico**

Cada grabación fue analizada con el programa Raven 1.5 para Windows (Charif & Strickman & Waack 2010). De cada macho se seleccionó un solo canto para el análisis espectrográfico basado en el criterio de que tuviera la mejor relación señal/ruido. Asimismo, se seleccionó un segmento de 2 segundos de grabación previo al canto para evaluar el ruido ambiental al que está expuesto el sujeto vocalizante.

Se creó el sonograma de sonido (frecuencia en función del tiempo) utilizando la función de ventana “Hanning”, un tamaño de ventana de 256 muestras y una resolución de frecuencia de 135 Hz. Una vez creado el sonograma, se eligió la opción “Cool” de esquema de colores, manteniéndose el brillo en 40% y el contraste en 70% en todos los casos para estandarizar las condiciones de medición. Se utilizó la herramienta “New Selection Spectrum View” al momento de crear los espectros de potencia (amplitud en función de la frecuencia), tanto para los cantos seleccionados como para los segmentos de ruido.

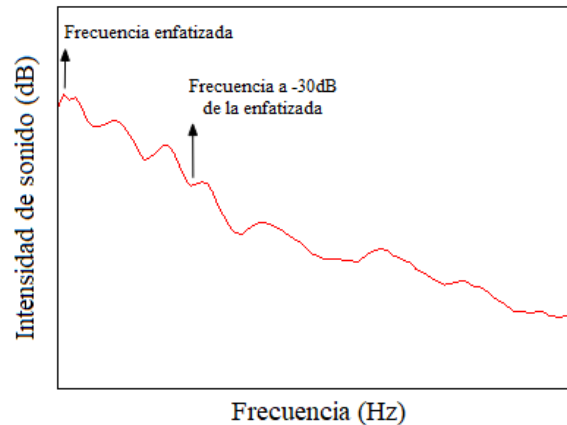
Sobre los sonogramas de los cantos se midieron las siguientes variables (ver Tabla 1): duración del tema; duración del trino; intervalo de trino; frecuencia máxima del tema y el trino; frecuencia mínima del tema y el trino; y ancho de banda del tema y el trino (Figura 5) y la frecuencia enfatizada. Para analizar el canto entero, el tema, o el trino, se crearon con el cursor “cajones de medición” sobre el sonograma, donde la frecuencia máxima y la mínima se obtuvieron, respectivamente, de los bordes superiores e inferiores de los cajones. El ancho de banda se calculó como la diferencia entre la frecuencia máxima y la mínima. Por otro lado, se determinó a través de dos métodos distintos la frecuencia enfatizada del canto, del tema y del trino: por un lado se utilizó sobre el sonograma la herramienta “Peak Frequency” al elegir la sección del canto de interés y, por el otro, se midió la variable sobre

el espectro de potencia al ubicar el cursor en el pico de mayor potencia y observar el valor de frecuencia correspondiente (Tabla 1).



**Figura 5.** Sonograma de uno de los cantos de chingolo seleccionados donde se indican las variables de tiempo y frecuencia medidas. Además de las variables mostradas en el esquema, se determinó el número de notas del trino y las frecuencias enfatizadas.

Para analizar el ruido ambiente, se midió sobre los espectros de potencia de cada muestra de ruido ambiental el pico de amplitud correspondiente a la frecuencia enfatizada y, a partir de ese pico, se registraron los valores de frecuencia a medida que la amplitud decrecía en el espectro a 6, 12, 18, 24 y 30 dB por debajo del pico máximo (Figura 6).



**Figura 6.** Representación esquemática de un espectro de potencia de ruido ambiental donde se indica a la izquierda el pico de intensidad máxima a frecuencias bajas; a la derecha la frecuencia a la cuál la intensidad disminuye en 30 dB.

### **Análisis estadístico**

Las variables temporales y de frecuencia previamente mencionadas fueron analizadas estadísticamente para evaluar: 1) si existen diferencias en la estructura de los cantos de los chingolos de costa y de interior y 2) si los perfiles de ruido entre ambos ambientes son distintos o no.

Para ello se emplearon análisis univariados no paramétricos como el test-U de Mann Whitney (ya que presenta la ventaja de no requerir del supuesto de homocedacea entre los grupos comparados). Por otra parte, se prefirió la realización de análisis univariados por sobre los multivariados debido a que la interpretación de los resultados es más simple y presenta un correlato físico directo; además facilita la comparación con otros estudios publicados sobre temas relacionados.

Adicionalmente, debe tener en cuenta que la evaluación de las condiciones de ruido ambiental presenta grandes desafíos para obtener medidas representativas y cuantitativas comparables (especialmente en términos absolutos). Por ello se presentará un análisis hasta cierto punto más cualitativo que cuantitativo, que sirva como una primera aproximación descriptiva al problema de la caracterización del ruido ambiental y su posible impacto en la estructura de los cantos de las aves.



**Tabla 1.** Variables medidas sobre los cantos.

---

Variable	Descripción
<b>Frecuencia</b>	
Frecuencia mínima (Hz)	El límite inferior del cajón de medición (canto entero, tema o trino) creado por el usuario sobre el sonograma.
Frecuencia máxima (Hz)	El límite superior del cajón de medición (canto entero, tema o trino) creado por el usuario sobre el sonograma.
Ancho de banda (Hz)	Diferencia entre la frecuencia máxima y la mínima.
Peak Frequency (Hz)	Frecuencia de la sección a la que ocurre el pico de mayor intensidad calculada automáticamente por el programa.
Frecuencia enfatizada (Hz)	Frecuencia de mayor intensidad medida sobre el espectro de potencia de la sección al apoyar el cursor sobre el pico.
<b>Tiempo</b>	
Duración del tema (ms)	Diferencia entre el tiempo de inicio y el tiempo de finalización del cajón de medición del tema (borde izquierdo y derecho respectivamente). Incluye desde el principio de la primera nota hasta el final de la última nota.
Duración del trino (ms)	Diferencia entre el tiempo de la primera nota y el tiempo antes de la última nota del trino. La medición se realiza en la zona media del trino.
<b>Estructural</b>	
Notas del trino	Número de notas del trino
Intervalo de trino	Medido como la duración del trino dividida por el número de intervalos entre notas

---

## RESULTADOS

### Variables del canto

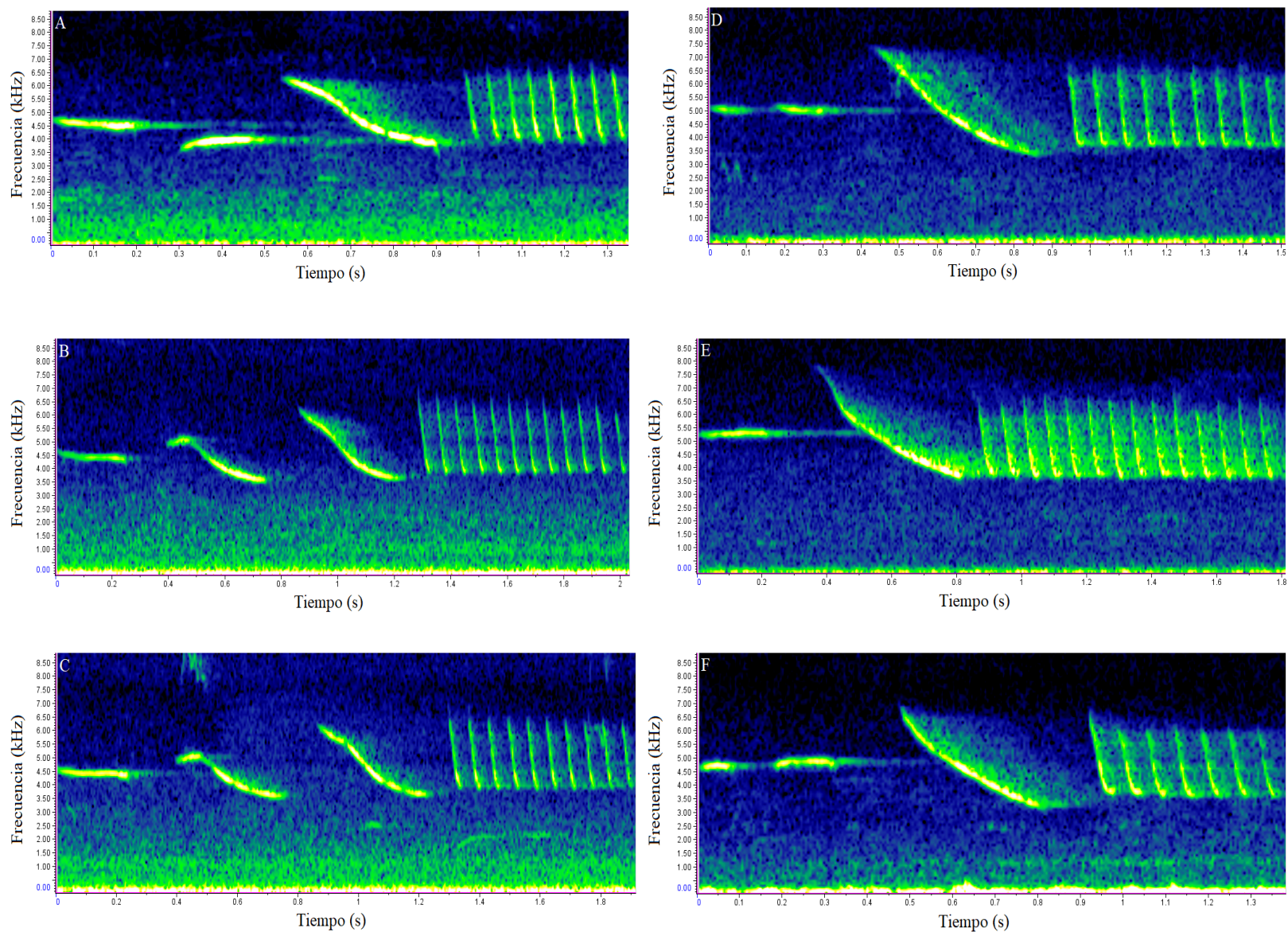
La Tabla 2 presenta los valores (media  $\pm$  desviación estándar) de las variables de interés medidas sobre los cantos de los chingolos de la costa e interior (Figura 7) junto con los resultados de los test univariados. Se observa que existen diferencias significativas para la frecuencia mínima y el ancho de banda de los trinos de los grupos, donde los cantos de la costa muestran una frecuencia mínima del trino mayor y ancho de banda menor que los del interior (Figura 8). Por otro lado, se observan diferencias significativas para las variables de frecuencia enfatizada medidas como "Peak Frequency" y, también, para la frecuencia enfatizada del trino medida directamente sobre el espectro de potencia. En todos los casos las frecuencias enfatizadas de los cantos de la costa son mayores que las del interior.

**Tabla 2** - Estadística descriptiva (media  $\pm$  desvío estándar) de las variables del canto relacionadas con mediciones de frecuencias, tiempo y estructura en cada uno de los dos ambientes muestreados: costa e interior. Se muestran los resultados de la prueba U de Mann-Whitney (test bilateral). En negrita se indican las variables que sí presentaron diferencias significativas.

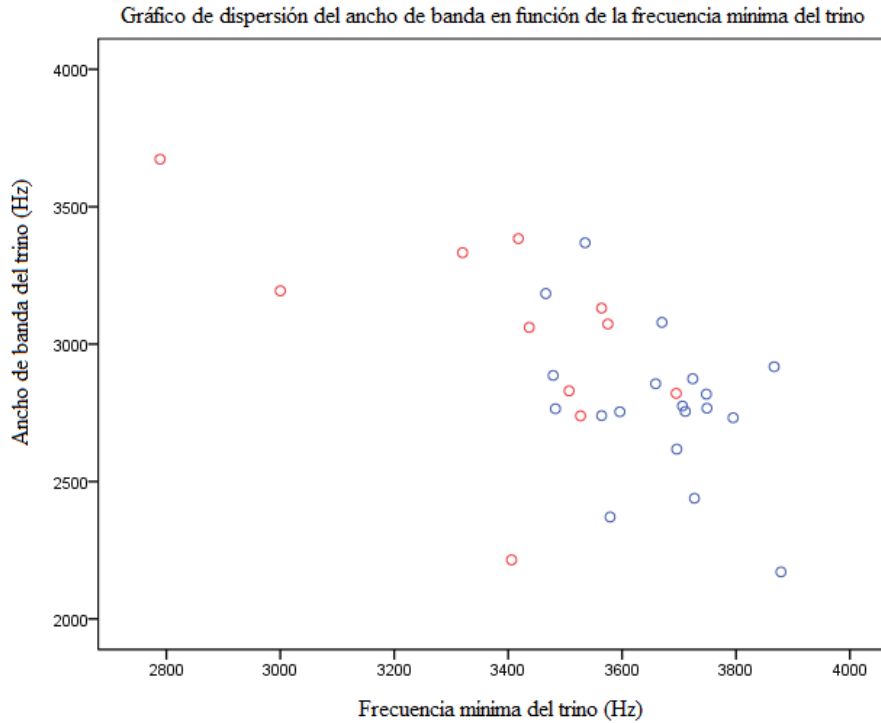
Variable	Costa (N=18)	Interior (N=12)	U	p
<b>Frecuencia</b>				
Frecuencia mínima del tema (Hz)	3319 $\pm$ 237	3335 $\pm$ 168	101.5	0.897
Frecuencia máxima del tema (Hz)	6733 $\pm$ 551	6910 $\pm$ 493	70.5	0.143
Ancho de banda del tema (Hz)	3413 $\pm$ 514	3575 $\pm$ 462	81.0	0.312
<b>Frecuencia mínima del trino (Hz)</b>	<b>3664 <math>\pm</math> 123</b>	<b>3385 <math>\pm</math> 266</b>	<b>24.5</b>	<b>0.001</b>
Frecuencia máxima del trino (Hz)	6447 $\pm$ 245	6426 $\pm$ 326	101.5	0.897
<b>Ancho de banda del trino (Hz)</b>	<b>2782 <math>\pm</math> 272</b>	<b>3041 <math>\pm</math> 387</b>	<b>56.0</b>	<b>0.037</b>
<b>Peak Frequency canto (Hz)</b>	<b>4500 <math>\pm</math> 613</b>	<b>4086 <math>\pm</math> 298</b>	<b>54.5</b>	<b>0.022</b>
Frecuencia enfatizada canto (Hz)	4261 $\pm$ 378	4039 $\pm$ 352	69.0	0.097
<b>Peak Frequency tema (Hz)</b>	<b>4526 <math>\pm</math> 627</b>	<b>4086 <math>\pm</math> 298</b>	<b>54.0</b>	<b>0.021</b>
Frecuencia enfatizada tema ((Hz)	4391 $\pm$ 540	4108 $\pm$ 429	77.5	0.195

<b>Peak Frequency trino (Hz)</b>	<b>4406 ± 480</b>	<b>3864 ± 371</b>	<b>32.5</b>	<b>0.001</b>
<b>Frecuencia Enfatizada trino (Hz)</b>	<b>4261 ± 413</b>	<b>3888 ± 372</b>	<b>45.5</b>	<b>0.008</b>
Peak Frequency ruido (Hz)	3896 ± 403	3609 ± 765	69.0	0.098
Frecuencia enfatizada ruido (Hz)	3562 ± 427	3563 ± 755	96.5	0.624
<b>Tiempo</b>				
Duración del tema (ms)	966 ± 215	920 ± 152	100.0	0.755
Duración del trino (ms)	687 ± 479	364 ± 505	69.0	0.081
<b>Estructural</b>				
Número de notas del trino	10 ± 3	8 ± 2	68.5	0.118
Intervalo de trino (ms)	70 ± 10	100 ± 10	76.0	0.220

---



**Figura 7.** Sonogramas a modo de ilustración de los sonogramas para los cantos de chingolos analizados. A, B y C corresponden a cantos de chingolos de la costa, D, E y F corresponden a cantos de chingolos del interior.



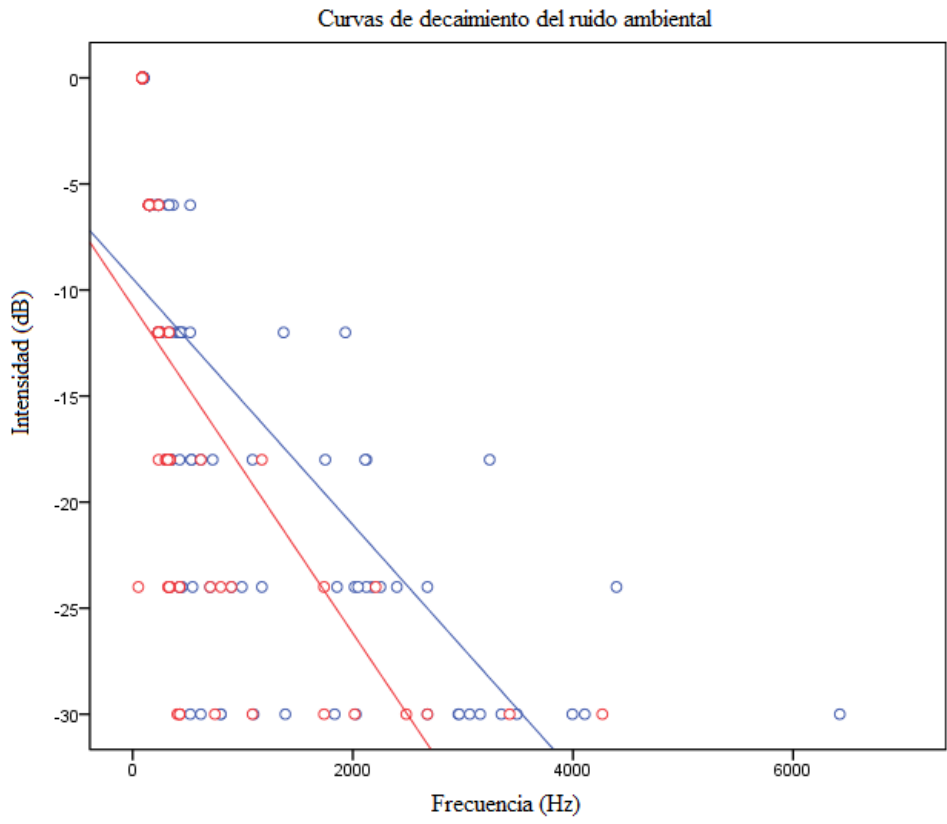
**Figura 8.** Gráfico de dispersión del ancho de banda de frecuencia del trino de ambos ambientes (costa: azul; interior: rojo) en función de la frecuencia mínima del trino (Hz). Se observa una tendencia de los cantos de individuos de la costa a tener trinos con frecuencias mínimas mayores, y anchos de bandas menores, que los individuos muestreados en el interior.

### Perfiles de ruido ambiente

Los espectrogramas de potencia de los segmentos de sonido ambiental muestran un máximo de energía concentrado en las frecuencias bajas y un decrecimiento de energía a medida que aumenta la frecuencia. El decrecimiento de la intensidad del ruido ambiental con el aumento de la frecuencia es mayor en la zona interior que en la costa (Figura 9). Como se puede ver en la Tabla 3, las frecuencias acústicas que alcanzan un decrecimiento de la amplitud de 6 a 30 dB por debajo del valor pico son menores en el interior que en la zona de costa.

**Tabla 3.** Estadística descriptiva (media  $\pm$  desvío estándar) de las variables del pico de frecuencia a mayor intensidad del ruido y de las frecuencias registradas a 6, 12, 18, 24 y 30 dB desde dicho pico en cada uno de los dos ambientes muestreados a lo largo del área de estudio, costa e interior. Se muestran los resultados de la prueba U de Mann-Whitney (test bilateral). En negrita se indican diferencias significativas.

Variable	Costa (N = 18)	Interior (N = 12)	U	<i>p</i>
Pico (Hz)	91 $\pm$ 1	85 $\pm$ 0	54.0	<b>0.004</b>
-6 dB	222 $\pm$ 24	164 $\pm$ 10	60.0	<b>0.029</b>
-12 dB	471 $\pm$ 106	251 $\pm$ 10	51.5	<b>0.011</b>
-18 dB	878 $\pm$ 201	409 $\pm$ 74	46.5	<b>0.009</b>
-24 dB	1549 $\pm$ 254	715 $\pm$ 185	47.0	<b>0.010</b>
-30 dB	2515 $\pm$ 363	1677 $\pm$ 380	66.5	0.079



**Figura 9.** Decaimiento de la intensidad del ruido ambiente en función de la frecuencia en ambos tipos de ambientes (costa: azul; interior: rojo).

## **DISCUSIÓN**

En este trabajo se evaluó la existencia de diferencias entre la estructura de los cantos de los chingolos que habitan sobre la costa atlántica respecto de los que viven en el interior del continente. Se hallaron diferencias, ya que para los cantos costeros las frecuencias mínimas de los trinos mostraron ser mayores y los anchos de banda de frecuencia más angostos respecto a cantos de chingolos del interior. Además, se encontraron valores mayores de frecuencia enfatizada para el trino de chingolos costeros. Respecto al análisis llevado a cabo con el fin de comparar el ruido, se vio en ambos ambientes un pico de intensidad en las frecuencias bajas y un mayor decrecimiento de la intensidad del ruido con el aumento de la frecuencia en la zona del interior.

### **Efecto del ambiente sobre la estructura del canto del chingolo**

Antes de discutir sobre las variables que sí presentaron diferencias significativas entre grupos, es necesario observar el resultado obtenido al comparar los intervalos de trino de los chingolos de la costa respecto a los del interior. El intervalo de trino es la variable temporal del canto que caracteriza a los dialectos (Nottebohm 1975). Para el caso del chingolo en Argentina, son muchos los estudios que se han realizado y permitieron identificar la existencia de varios dialectos. Por lo general, se ve que hay una relación entre la vegetación y el intervalo de trino, siendo este mayor en ambientes cerrados y menor en ambientes abiertos (Nottebohm 1975, Handford 1981, 1988, Loughheed et al. 1989, Handford & Loughheed 1991, Tubaro et al. 1993, Kopuchian et al. 2004). Asimismo, se ha visto que las frecuencias y el rango de frecuencias tienden a cambiar con el intervalo de trino, debido probablemente a la existencia de restricciones en los mecanismos de fonación de las aves. En este trabajo, al analizar los resultados obtenidos de los cantos (Tabla 2), si se comparan los intervalos de trino entre grupos de la costa y del interior, se observa que no hay diferencias entre sí. Este resultado permite descartar la presencia de distintos dialectos como la causa de variaciones de frecuencias observadas a nivel de la estructura del canto entre grupos. Por otro lado, al considerar el resto de los resultados, se encontró que todas las diferencias observadas al comparar la estructura de los cantos entre chingolos de la costa respecto a los del interior se dan en variables relacionadas con la frecuencia; en particular, en las frecuencias mínimas de los trinos y la frecuencia enfatizada. Además,



como el ancho de banda de frecuencia del trino está directamente relacionado a la frecuencia mínima y máxima, también se observa que este difiere significativamente entre grupos (siendo menor en los cantos de la costa, ver Figura 8).

Como ya ha sido mencionado previamente, se conoce menos del efecto de ruido ambiental natural sobre los cantos que del efecto del ruido antropogénico. En el canto de *Zonotrichia capensis* se observó un aumento de frecuencias mínimas en zonas urbanizadas respecto a zonas rurales (Laiolo 2011). Respecto al chingolo de corona blanca, un trabajo comparó la estructura del canto de una subespecie (*Zonotrichia leucophrys nuttalli*) en distintos ambientes y escalas espaciales y demostró que, tanto en presencia de ruido antropogénico como de ruido natural generado por el oleaje (ambos de baja frecuencia), se registraron frecuencias mínimas mayores (Derryberry et al. 2016). En términos generales, estos resultados son consistentes con los encontrados en esta tesis respecto de que la presencia de ruidos ambientales de baja frecuencia se correlaciona con el uso de mayores frecuencias acústicas y menor ancho de banda.

Respecto a los perfiles de ruido generados para cada ambiente, se vio que ambos presentan un comportamiento similar, donde hay mayor intensidad en las frecuencias bajas y un decrecimiento de la intensidad con el aumento de la frecuencia. A pesar de que el comportamiento de los perfiles de ruido en ambos ambientes es similar, si se comparan las estructuras del ruido ambiental cercano y lejano a la costa, se observa un mayor decrecimiento de la intensidad del ruido con el aumento de la frecuencia en la zona del interior. Gráficamente, esto se puede ver en que la pendiente de la curva de decaimiento del ruido en la costa es más suave que la del interior (Figura 9). Si se comparan estos resultados con los obtenidos al analizar los cantos entre ambientes, se podría pensar que el ruido de la costa es intenso a bajas frecuencias que se superponen a las frecuencias mínimas del trino del canto del chingolo. Es importante recordar que en este estudio se trabajó con espectros de amplitud relativa que no permitieron comparar los datos de intensidad entre ambientes, sino que sólo se pudo analizar cómo es el comportamiento del ruido a través de las curvas de decaimiento.

Finalmente, la interpretación que se propone es que las diferencias que se observan a nivel de los cantos del chingolo podrían ser una modificación que surge para evitar el enmascaramiento generado por el ruido de baja frecuencia y alta intensidad de la costa.

### **¿Evolución biológica, evolución cultural o plasticidad comportamental?**

Si bien el foco de este estudio es observar la existencia o no de diferencias entre variables del canto del chingolo respecto a la cercanía al ruido generado por el oleaje, los resultados obtenidos posibilitan también debatir sobre la naturaleza de la respuesta. Dentro de la teoría del canto de las aves, se sostiene que hay tres motores de cambio (que no necesariamente son excluyentes entre sí) detrás de cualquier variación existente a nivel de la estructura de los cantos: la evolución biológica, la evolución cultural y la plasticidad comportamental.

La evolución biológica hace referencia a la selección natural y es un proceso cuyo rastro se puede encontrar en el material genético. Respecto al canto de las aves, implicaría que cantos en una región adoptan características distintas porque a lo largo del tiempo se fueron seleccionando poblaciones con genotipos diferentes. En el caso del chingolo se encontró que no hay diferencias genéticas entre individuos de ambientes contiguos que cantan más de un dialecto (Lougheed & Handford 1992, Lougheed et al. 1993). Además, se sabe también que el canto del chingolo es mayormente aprendido (Egli 1971, Tubaro et al. 1997). Es por esto que es poco factible que las diferencias entre cantos que se observan en este trabajo tengan origen en procesos relacionados a la evolución biológica. Lo más probable es que dichas diferencias surjan como consecuencia de la selección a nivel cultural o bien sean una respuesta individual generada por algún tipo de plasticidad comportamental presente en los chingolos.

El mecanismo de evolución cultural implica la existencia de un proceso de aprendizaje del canto que se da entre la figura de un tutor (chingolo adulto) y un aprendiz (pichón), es decir, hay una transmisión de la señal entre individuos por imitación. Hansen (1979) propone que como las señales son susceptibles a ser modificadas a lo largo del ambiente por el que se propagan (que actúa como un filtro acústico), los cantos que terminan aprendiendo los pichones están basados en las estructuras o secciones que se escuchan con más claridad y sufren menos degradación respecto al canto originalmente emitido. Esta teoría permite explicar el origen de la formación de dialectos, donde los cantos que se

propagan mejor son los copiados con más facilidad por los pichones que nacen en una misma zona. Sumado a esto, ejemplares de chingolo corona blanca (*Zonotrichia leucophrys*), mostraron fuerte evidencia sobre la existencia de un mecanismo de evolución cultural al observar cómo se modifica la estructura de los cantos bajo condiciones experimentales de ruido ambiental antropogénico (Moseley et al. 2018). Si se compara el mecanismo de evolución cultural respecto a los resultados obtenidos en este trabajo, se podría pensar que este sí es un mecanismo que podría estar detrás de las diferencias observadas entre cantos. En este caso, el ruido intenso y de baja frecuencia del oleaje enmascara la frecuencia mínima de los trinos de los chingolos, lo que generaría que pichones que nacen en la zona de la costa no puedan escuchar esos valores de frecuencia mínima. Como consecuencia, los chingolos costeros aprenderían cantos que luego de un tiempo presentarán trinos de frecuencia mínima más agudas que los del interior.

El último mecanismo es el de la plasticidad comportamental, que podría operar a través del efecto Lombard (Lombard 1991, Brumm & Zollinger 2011). El efecto Lombard en las aves ocurre cuando el individuo aumenta la amplitud del canto en presencia de ruido ambiental y como consecuencia se genera un arrastre de las frecuencias del canto hacia frecuencias más agudas. Por su fisiología, el mecanismo de fonación de las aves es el causante de que un aumento del volumen lleve de forma casi inevitable a un aumento de la frecuencia acústica (Brumm & Zollinger 2013, Suthers et al. 2016). Respecto a este trabajo, es importante aclarar que no se cuentan con mediciones de la intensidad absoluta a la que cantan los chingolos, por lo que en un principio no se puede afirmar o negar que los resultados se hayan dado gracias a la presencia del efecto Lombard. No obstante, si estuviese ocurriendo el efecto Lombard, teóricamente se esperaría ver que todas las frecuencias medidas para los cantos de los chingolos costeros estuviesen corridas hacia valores más agudos en relación a los chingolos del interior. En los resultados, se ve que las diferencias que se observan entre grupos de cantos ocurren en las frecuencias del trino y afectan la frecuencia mínima y la frecuencia enfatizada, pero no la frecuencia máxima. Estos datos permiten, tentativamente, pensar que no es el efecto Lombard el mecanismo detrás de las diferencias encontradas. De todas formas, sería necesario contar con mediciones de amplitud absoluta para saber si se produce o no dicho efecto, o si es que los chingolos pueden ajustar la frecuencia mínima del trino en presencia del ruido de la costa.

Finalmente, e independientemente del mecanismo subyacente al aumento de la frecuencia mínima del trino en los chingolos de la costa, el aumento de frecuencia con su consecuente disminución del ancho de banda podría también estar afectando a lo que se conoce como la performance o desempeño vocal del individuo (Podos 1997). En los chingolos, justamente, el desempeño vocal se ve reflejado en el compromiso entre la tasa de trino y el ancho de banda de frecuencia, ya que la habilidad de un individuo macho de maximizar el ancho de banda y la tasa de trino está limitada por restricciones motoras en su aparato fonatorio. El desempeño vocal es parámetro de la calidad del macho que canta, un adulto es sexualmente atractivo para las hembras o agresivo para otros machos si, además de cantar en un rango de frecuencia amplia, puede sostener una tasa de trino acelerada (Phillips & Derryberry 2017). Entonces, volviendo a los resultados obtenidos en este trabajo, si los chingolos costeros aumentan la frecuencia mínima del trino para evitar el enmascaramiento acústico producido por el ruido del oleaje, esta disminución del ancho de banda de frecuencia podría tener un efecto negativo en el desempeño acústico de los chingolos costeros. Así, ese grupo de individuos serían "menos atractivos" para las hembras al momento del apareamiento. De todas formas, sería necesario llevar a cabo más estudios en relación al desempeño vocal en los chingolos que se encuentran en nuestro país para poder encontrar si estaría afectando o no a las poblaciones de individuos.

## **Conclusiones**

En conclusión, este trabajo ha permitido estudiar la estructura del canto de *Zonotrichia capensis* en presencia del ruido de las olas. Se trata de uno de los primeros trabajos en hacer un análisis de ruido ambiental natural exploratorio complementario al estudio de los cantos. Se encontró que los trinos de chingolos costeros tienen una mayor frecuencia mínima y ancho de banda menor, en comparación a individuos que cantan lejos de la zona de rompiente. Además, se encontraron diferencias en las frecuencias enfatizadas de los cantos, que permitieron ampliar la discusión sobre la naturaleza de los cantos y su respuesta a estímulos sonoros ambientales. Por otro lado, el análisis del ruido ambiente evidenció que las curvas de decaimiento del ruido gráficamente presentan una pendiente más pronunciada con la distancia a la costa. En la presente tesis, se interpretan estos resultados como una evidencia de que los chingolos que viven cerca de la costa modifican sus cantos para evitar

el efecto de enmascaramiento producido por el ruido de baja frecuencia generado por la rompiente de las olas.

## REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Brumm, H. 2006. Animal communication: City birds have changed their tune. *Current Biology* 16:1003-1004.

Brumm, H. & S.A. Zollinger. 2011. The evolution of the Lombard effect: 100 years of psychoacoustic research. *Behaviour* 148:1173-1198.

Brumm, H. & S.A. Zollinger. 2013. Avian Vocal Production in Noise. *Animal Communication and Noise*. Springer: Animal Signals and Communication 2:187-227.

Catchpole, C.K. & P.J. Slater 2008. *Bird Song: Biological Themes and Variations* (Second Edition). Cambridge University Press.

Charif, R.A. & L.M. Strickman & A.M. Waack. 2010. *Raven Pro 1.4 User's Manual*. The Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, NY.

Chelén, A.A.R. & C. Salaberria & I. Barbosa & C. Marcías Garcia & D. Gil. 2012. The learning advantage: bird species that learn their song show a tighter adjustment of song to noisy environments than those that do not learn. *Journal of Evolutionary Biology* 25:2171-2180.

Davidson, B.M. & G. Antonova & H. Dlott & J.R. Barber & C.D. Francis. 2017. Natural and anthropogenic sounds reduce song performance: Insights from two emberizid species. *Behavioral Ecology* 28:974-982.

Derryberry, E.P. & R.M. Danner & J.E. & G.E. Derryberry & J.N. Phillips & S.E. Lipshutz & K. Gentry & D.A. Luther. 2016. Patterns of song across natural and anthropogenic soundscapes suggest that white-crowned sparrows minimize acoustic masking and maximize signal content. *PLoS ONE* 11:1-17.

Douglas, H.D. & W.E. Conner. 1999. Is There a Sound Reception Window in Coastal Environments? Evidence from Shorebird Communication Systems. *Naturwissenschaften* 86:228-230.

Dubois, A. & J. Marten. 1984. A case of possible vocal convergence between frogs and a bird in Himalayan torrents. *Journal of Ornithology*. 125:455-463.

- Egli, W. 1971. Investigaciones sobre el canto de *Zonotrichia capensis chilensis* (Meyen)(Aves, Passeriformes). Boletín del Museo Nacional de Historia Natural de Chile 32:173-190.
- Goldstein, E.B. 2009. Sensation and Perception (Eighth Edition). Cengage Learning. 275:276.
- Goodwin, S.E. & J. Podos. 2013. Shift of song frequencies in response to masking tones. *Animal Behaviour* 85:435-440.
- Halfwerk, W. & H. Slabbekoorn. 2009. A behavioural mechanism explaining noise-dependent frequency use in urban birdsong. *Animal Behaviour* 78:1301-1307.
- Handford, P. 1981. Vegetational correlates of variation in the song of *Zonotrichia capensis*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 8:203-206.
- Handford, P. 1988. Trill rate dialects in the rufous-collared sparrow, *Zonotrichia capensis*, in northwestern Argentina. *Canadian Journal of Zoology* 66:2658-2670.
- Handford, P. & 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. *The 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. *Animal Behaviour* 27:1270-1271.
- Job, J.R. & S.L. Kohler & S.A. Gilla. 2016. Song adjustments by an open habitat bird to anthropogenic noise, urban structure, and vegetation. *Behavioral Ecology* 27:1734-1744.
- Kopuchian, C. & D.A. Lijtmaer & P.L. Tubaro & P. Handford. 2004. Song stability and change in a micro geographical pattern of song variation in the rufous-collared sparrow. *Animal Behaviour* 68:551-559.
- Klump, G.A. 1996. Bird communication in the noisy world. *Ecology and Evolution of Acoustic Communication in Birds* (Edition by D.E. Kroodsma & E.H. Miller). Ithaca, New York: Cornell University Press:321-338.

- Laiolo, P. 2011. The Rufous-Collared Sparrow *Zonotrichia capensis* utters higher frequency songs in urban habitats. *Revista Catalana d'Ornitologia* 27:25-30.
- Lemon, R. E. 1967. The response of cardinals to songs of different dialects. *Animal Behavior* 15:538-545.
- Lengagne, T. & T. Aubin & J. Lauga & P. Jouventin. 1999. How do king penguins (*Aptenodytes patagonicus*) apply the mathematical theory of information to communicate in windy conditions? *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 266: 1623-1628
- Lengagne, T. & P.J.B. Slater. 2002. The effects of rain on acoustic communication: Tawny owls have good reason for calling less in wet weather. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 269:2121-2125
- Lombard, E. 1911. Le signe de l'élévation de la voix. *Annales des Maladies de l'Oreille, du Larynx, du Nez et du Pharynx* 37:101-119.
- Lougheed, S.C. & P. Handford. 1992. Vocal Dialects and the Structure of Geographic Variation in Morphological and Allozymic Characters in the Rufous-Collared Sparrow, *Zonotrichia capensis*. *Evolution* 46:1443-1456.
- Lougheed, S.C. & P. Handford & A.J. Baker. 1993. Mitochondrial DNA hyperdiversity and vocal dialects in a subspecies transition of the rufous-collared sparrow. *The Condor* 95:889-895.
- Morton, E.S. 1975. Ecological sources of selection on avian sounds. *The American Naturalist* 109:17-34.
- Moseley, D.L. & E.G. Derryberry & J.N. Phillips & J.E. Danner & R.M. Danner & D.A. Luther & E.P. Derryberry. 2018. Acoustic adaptation to city noise through vocal learning by a songbird. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 285:20181356
- Nottebohm, F. 1969. The song of the chingolo, *Zonotrichia capensis*, in Argentina: description and evaluation of a system of dialects. *The Condor* 71:299-315.



- Nottebohm, F. 1975. Continental patterns of song variability in *Zonotrichia capensis*: some possible ecological correlates. *American Naturalist* 109:605-624.
- Phillips, J.N. & E.P. Derryberry. 2017. Vocal performance is a salient signal for male-male competition in White-crowned Sparrows. *The Auk* 134:564-574.
- Podos, J. 1997. A performance constraint on the evolution of trilled vocalizations in a songbird family (Passeriformes: Emberizidae). *Evolution* 51:537-551.
- Richards, D.G. & R.H. Wiley. 1980. Reverberations and Amplitude Fluctuations in the Propagation of Sound in a Forest: Implications for Animal Communication. *The American Naturalist* 115:381-399.
- Rothstein, S. I. & R. C. Fleischer. 1987. Vocal dialects and their possible relation to honest status signalling in the brown-headed cowbird. *The Condor* 89:21-23.
- Sebastianelli, M. & D.T. Blumstein & A.N.G. Kirschel. 2021. Higher-pitched bird song towards the coast supports a role for selection in ocean noise avoidance. *Bioacoustics* 31:41-58.
- Slabbekoorn, H. 2013. Songs of the city: Noise-dependent spectral plasticity in the acoustic phenotype of urban birds. *Animal Behaviour* 85:1089-1099.
- Suthers R.A. & W.T. Fitch & R.R. Fay & A.N. Popper. 2016. The Lombard Effect: Modifying Vocal Output in Response to Noise & A Broader Look at Compensation for Noise in Animal Communication. *Vertebrate Sound Production and Acoustic Communication*. Springer: Springer Handbook of Auditory Research 53:275-279.
- Tubaro, P.L. & E.T. Segura. 1994. Dialect differences in the song of *Zonotrichia capensis* in the southern pampas: a test of the Acoustic Adaptation Hypothesis. *The Condor* 96:1084-1088.
- Tubaro, P.L. & P. Handford & E.T. Segura. 1997. Song learning in the Rufous-collared Sparrow (*Zonotrichia capensis*). *Hornero* 14:204-210.
- Tubaro, P.L. & D.A. Lijtmaer. 2006. Environmental correlates of song structure in forest grosbeaks and saltators. *The Condor* 108:120-129.

Wiley, R.H. & D.G Richards. 1978. Physical Constraints on Acoustic Communication in the Atmosphere: Implications for the Evolution of Animal Vocalizations. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 3:69-94.

Wiley, R.H. & D.G Richards. 1982. Adaptations for Acoustic Communication in Birds: Sound Transmission and Signal Detection. *Acoustic Communication in Birds I*: 131-181.

Wiley, R.H. 1991. Associations of song properties with habitats for territorial oscine birds of eastern North America. *The American Naturalist* 138:973-993.