



Universidad de Buenos Aires
Facultad de Ciencias Exactas y Naturales
Departamento de Ecología, Genética y Evolución

**ASOCIACIÓN ENTRE LOS DIALECTOS DE CANTO Y
EL AMBIENTE EN EL CHINGOLO (*ZONOTRICHIA
CAPENSIS*): UNA EVALUACIÓN INTEGRAL DE LA
HIPÓTESIS DE ADAPTACIÓN ACÚSTICA**

Tesis presentada para optar al título de Doctor de la Universidad de Buenos
Aires en el área: Ciencias Biológicas

Darío Alejandro Lijtmaer

Director de tesis: Dr. Pablo Luis Tubaro

Consejero de estudios: Dr. Juan Carlos Rebores

Lugar de trabajo: División Ornitología, Museo Argentino de Ciencias Naturales
“Bernardino Rivadavia”

Buenos Aires, 2008

ASOCIACIÓN ENTRE LOS DIALECTOS DE CANTO Y EL AMBIENTE EN EL CHINGOLO (*ZONOTRICHIA CAPENSIS*): UNA EVALUACIÓN INTEGRAL DE LA HIPÓTESIS DE ADAPTACIÓN ACÚSTICA

RESUMEN

El chingolo (*Zonotrichia capensis*) es una especie paradigmática en relación al estudio de la variabilidad intraespecífica del canto, particularmente en el marco de la hipótesis de adaptación acústica, que postula que la estructura del canto de las aves en cada ambiente es aquella que minimiza la degradación sufrida al atravesarlo. En esta tesis se evaluó esta hipótesis como explicación de la asociación existente entre los dialectos de canto y el ambiente en el chingolo. Se estudiaron para ello un área al este de la Provincia de Buenos Aires, en el partido de Magdalena, y otra al sudeste de la Provincia de La Pampa, en los alrededores de la laguna de Guatraché. La primera de ellas presenta un patrón de asociación entre los dialectos y el ambiente que coincide con las predicciones de la hipótesis de adaptación acústica, mientras que en la segunda dicho patrón está invertido. La transmisión de cantos de chingolo mostró que los ambientes cerrados de ambas áreas generan ecos en la señal y en los ambientes abiertos se producen fluctuaciones irregulares de amplitud. Debido a las diferencias en el patrón de asociación entre las áreas, estos resultados sustentan a la hipótesis de adaptación acústica en Magdalena, pero no en Guatraché. Por otro lado, los chingolos de Magdalena respondieron menos ante simulaciones de invasiones territoriales realizadas con cantos degradados que ante aquellas realizadas con cantos no degradados. En Guatraché, en cambio, el nivel de respuesta fue el mismo ante ambos tipos de estimulación. Este resultado también es consistente con la hipótesis de adaptación acústica en Magdalena, pero no en Guatraché, en donde es necesario el planteo de hipótesis alternativas. Por último, se estudio la asociación entre la frecuencia acústica de los dialectos y el ambiente. Para ello se analizó la dependencia de la frecuencia con respecto a las variables temporales del canto, utilizando una perspectiva basada en un modelo recientemente desarrollado que permite considerar las limitaciones impuestas durante la producción del canto en la siringe. Este análisis sugirió que las diferencias de frecuencia entre dialectos se deberían a un efecto indirecto del ambiente generado a través de su efecto directo sobre las variables temporales.

PALABRAS CLAVES

Chingolo, Degradación, Dialectos, Guatraché, Hipótesis de adaptación acústica, Magdalena, *Zonotrichia capensis*.

ASSOCIATION BETWEEN SONG DIALECTS AND HABITAT IN THE RUFIOUS-COLLARED SPARROW (*ZONOTRICHIA CAPENSIS*): A COMPREHENSIVE EVALUATION OF THE ACOUSTIC ADAPTATION HYPOTHESIS

ABSTRACT

The rufous-collared sparrow (*Zonotrichia capensis*) is one of the paradigmatic species for the study of intraspecific variation of song, particularly in relation to the acoustic adaptation hypothesis, which proposes that bird songs are structured to minimize the degradation that they suffer when they travel through the environment. In this study this hypothesis was tested as an explanation for the existence of an association between song dialects and habitat in the rufous-collared sparrow. In order to do this, two areas were studied, one of them in eastern Buenos Aires Province, in Magdalena region, and the other one in southeastern La Pampa Province, in the surroundings of the Guatraché Lake. The former shows a pattern of association between dialects and habitat consistent with predictions from the acoustic adaptation hypothesis, but this pattern is reversed in the latter. The transmission of rufous-collared sparrow songs showed that closed habitats impose echoes in the signal, whereas open habitats generate irregular amplitude fluctuations. Because of the differences between areas in the pattern of association between song and habitat, these results support the acoustic adaptation hypothesis in Magdalena, but not in Guatraché. Playback experiments showed that rufous-collared sparrows in Magdalena responded less to territorial invasions simulated with degraded songs than to simulations performed with non-degraded songs. However, in Guatraché the level of response was the same irrespective of the presence or absence of degradation in the stimuli. This result is also consistent with the acoustic adaptation hypothesis in Magdalena, but not in Guatraché, where alternative hypothesis are needed. Finally, the association between the acoustic frequency of dialects and habitat was studied. This was done by analyzing how frequencies depend on song temporal variables, using an approach based on a recently developed model that allows to consider the limitations imposed to song structure during its production at the syrinx. This analysis suggested that differences in frequency between dialects could be explained by an indirect effect of the habitat through its direct effect on the temporal variables of song.

KEY WORDS

Acoustic adaptation hypothesis, Degradation, Dialects, Guatraché, Magdalena, Rufous-collared sparrow, *Zonotrichia capensis*.

AGRADECIMIENTOS

En primer lugar quiero agradecerle a Pablo, y son tantas las cosas que quisiera escribir que no sé por donde empezar. Por un lado obviamente le agradezco enormemente por haberme guiado y formado durante todo este tiempo. Sin embargo, esta es solamente la punta del iceberg, y en realidad estoy también sumamente agradecido por otros aspectos que son tanto o más importantes que los puramente académicos. Entre todos ellos, no quiero dejar de mencionar la enorme cantidad de oportunidades que me ha brindado durante estos años, todo el tiempo que me ha dedicado y su predisposición para estar allí cada vez que uno lo necesita aunque tenga un millón de cosas para hacer, y finalmente la capacidad para haber conformado un grupo de trabajo con el cual uno es feliz de compartir sus actividades todos los días.

En segundo lugar, mi agradecimiento para el resto del grupo del laboratorio: desde Bettina, con la que compartí los primeros años *in situ* y luego a la distancia (aunque no tanta); Ceci, con quien fue un placer haber compartido todo este tiempo como estudiantes, amigos y compañeros de laboratorio; Anita, que fue la primera de la “nueva camada” y trajo consigo su alegría y su buena onda para ayudarme en cualquier cosa que necesitase; Pili, que llegó poco tiempo después y sin pensarlo dos veces ya me estaba acompañando al campo; y Lucho y Leo, que recientemente se han sumado al grupo. Y por supuesto Yoli, cuya predisposición y ayuda es realmente invaluable. A todos muchas gracias.

Tampoco quiero dejar de mencionar a aquellas personas que me ayudaron en el trabajo de campo, y por lo tanto sin quienes esta tesis, o gran parte de ella, no hubiese sido posible. Por eso quiero agradecerles por su ayuda, además de a Pablo, a Ceci, Damiana, Pili, Anita, Nico y Matías. Y también quisiera agradecerles a las personas que me recibieron en los distintos sitios en los que he parado durante las campañas, especialmente a Juana, de la estancia El Destino, y a Cacho, del camping de la laguna de Guatraché.

También quiero agradecerles enormemente a Gabriel, Rodrigo y Jorge por haberme entrenado, ayudado y principalmente aguantado durante todo el tiempo en el que estuve trabajando en sus laboratorios.

Quiero agradecerles también a tres personas que me han ayudado en distintos aspectos de la realización de mi doctorado. Por un lado, quiero darle las gracias a Juan Carlos, no solamente por haber sido mi consejero de estudios, sino también porque tanto durante mi carrera como

en el doctorado ha estado siempre dispuesto a responderme cuando he tenido dudas o he requerido su opinión sobre alguna cuestión específica de mi trabajo de investigación, además de haberme prestado su equipo de grabación en las primeras campañas de esta tesis. Por otro lado, quiero agradecerles también a Steve y a Paul H., a cuya experiencia en el trabajo con chingolos he acudido repetidas veces durante los últimos años. A Paul además le agradezco por haberme permitido utilizar varias de sus grabaciones de chingolos para algunos de los análisis realizados en esta tesis.

También obviamente mi agradecimiento al CONICET por haberme dado la beca que permitió que realizara mi tesis doctoral.

Ya cerca del final de esta larga lista, quiero también agradecerle a mis padres por su apoyo de todo tipo, tanto en la carrera como durante la realización de esta tesis. Y principalmente por haberme mostrado siempre lo importante que es dedicarse a algo que a uno le guste y disfrute, aunque muchas veces no venga acompañado de los “beneficios” que pueden traer otras elecciones.

Y por último por supuesto quiero agradecerle a Leti, por todo. Por su apoyo, por haber estado siempre a mi lado y por haberme bancado en mis momentos de stress, ansiedad y acelere, especialmente antes de cada una de las campañas y en estos últimos meses.

ÍNDICE

<u>Capítulo 1:</u> Introducción general.....	1
1.1- La hipótesis de adaptación acústica.....	1
1.2 - Los dialectos del canto del chingolo y su adaptación al ambiente.....	3
1.3 - Hipótesis alternativas sobre la existencia de dialectos en el chingolo.....	5
1.4 - El mecanismo de aprendizaje del canto en <i>Zonotrichia</i> y su influencia en la formación y el mantenimiento de los sistemas de dialectos asociados al ambiente..	8
1.5 - La producción de las vocalizaciones a nivel de la siringe y sus posibles consecuencias en los dialectos de chingolo.....	10
1.6 - Interrogantes aún no resueltos.....	10
1.7 - Objetivos y áreas de estudio.....	13
<u>Capítulo 2:</u> Patrones de asociación entre los dialectos y el ambiente en el este de la Provincia de Buenos Aires y el sudeste de la Provincia de La Pampa.....	16
2.1 - Resultados previos sobre la asociación entre la estructura de los dialectos y el ambiente en Magdalena.....	16
2.2 - Estudio de la asociación entre la estructura de los dialectos y el ambiente en la laguna de Guatraché.....	19
2.2.1 - Introducción.....	19
2.2.2 - Descripción del área de estudio y sus ambientes.....	20
2.2.3 - Grabación y análisis de las vocalizaciones.....	21
2.2.4 - Análisis estadístico.....	24
2.2.5 - Resultados.....	25
2.2.6 - Discusión.....	28
2.3 - Conclusiones sobre la asociación entre la estructura de los dialectos y el ambiente en ambas áreas: etapas siguientes del estudio.....	32
<u>Capítulo 3:</u> Degradación de las señales acústicas al atravesar el ambiente.....	34
3.1 - Introducción.....	34

3.2 - Metodología.....	37
3.2.1 - Elección de los sitios para la realización de los experimentos de transmisión.....	37
3.2.2 - Transmisión y re-grabación de cantos.....	38
3.2.3 - Digitalización y análisis de los cantos re-grabados.....	40
3.3 - Resultados.....	48
3.4 - Discusión.....	56
<u>Capítulo 4:</u> Efectos de la degradación de las señales acústicas sobre la comunicación.....	62
4.1 - Introducción.....	62
4.2 - Metodología.....	64
4.2.1 - Elección, captura, identificación y grabación de los sujetos experimentales.....	64
4.2.2 - Diseño experimental	65
4.2.3 - Realización del playback: emisión de los estímulos y medición de la respuesta.....	69
4.2.4 - Análisis estadístico.....	73
4.3 - Resultados.....	76
4.4 - Discusión.....	86
<u>Capítulo 5:</u> Producción de las vocalizaciones a nivel de la siringe y sus efectos sobre los dialectos de canto en el chingolo	91
5.1 - Introducción.....	91
5.2 - Metodología.....	98
5.2.1 - Análisis del patrón respiratorio durante el canto.....	98
5.2.2 - Análisis de interdependencia entre variables y aplicación del modelo de fonación.....	100

5.3 - Resultados.....	102
5.3.1 - El patrón respiratorio durante el canto.....	102
5.3.2 - La interdependencia entre variables analizada desde la perspectiva de las limitaciones durante la producción del canto.....	104
5.4 - Discusión.....	108
<u>Capítulo 6</u> : Conclusiones generales: una evaluación integral de la hipótesis de adaptación acústica.....	113
<u>Bibliografía</u>	119
<u>Apéndice 1</u> : características y espectrogramas de los cantos utilizados en los experimentos de transmisión y de playback.....	128
<u>Apéndice 2</u> : características y espectrogramas de los dialectos utilizados para el análisis de interdependencia entre variables y la aplicación del modelo de fonación.....	135

CAPÍTULO 1: INTRODUCCIÓN GENERAL

1.1 - La hipótesis de adaptación acústica

El canal sensorial acústico es el más utilizado para la comunicación a distancia en las aves (Catchpole & Slater 1995). Si bien el costo energético de la producción de señales acústicas es relativamente alto, éstas poseen una serie de ventajas que justifican su uso: pueden ser percibidas a distancias considerables, se dispersan en todas las direcciones y pueden atravesar o rodear aquellos obstáculos que se interponen en su camino. De hecho, el acústico es el medio de comunicación a distancia más utilizado no solamente en aves, sino también en insectos, anfibios y ciertos grupos de mamíferos, como por ejemplo los quirópteros, cetáceos y primates (Brown 1975, Morton & Page 1992, Payne 1994, Bradbury & Vehrencamp 1998).

Sin embargo, las señales acústicas también presentan ciertas limitaciones. En particular, a medida que atraviesan el ambiente sufren dos tipos de modificaciones (Morton 1975, 1986, Wiley & Richards 1978, 1982, Richards & Wiley 1980, Wiley 1991). Por un lado, están sujetas a la atenuación, es decir la disminución de la intensidad de la señal debida a la dispersión esférica. Por otro lado, sufren una distorsión de su estructura, que se puede definir como “la suma de los cambios de la señal a una distancia X en relación a la estructura de la señal en su origen” (Morton 1986). Tanto la atenuación como la distorsión estructural de la señal generan una degradación de la misma entre su emisión y su recepción, lo cual puede dificultar su detección, reconocimiento y/o decodificación, afectando así a la comunicación (Richards & Wiley 1980, Brown & Handford 1996).

La hipótesis de adaptación acústica (Morton 1975, Rothstein & Fleischer 1987) postula que los cantos de las aves están estructurados de manera tal de minimizar la atenuación y la degradación sufridas entre el emisor y los potenciales receptores. Dado que tanto las fuentes como los patrones de degradación difieren entre ambientes (Morton 1975, Richards & Wiley 1980, Wiley & Richards 1982, Wiley 1991), el óptimo estructural de una señal acústica varía dependiendo del ambiente en el que se transmite. Consistentemente, diversos estudios han mostrado que la estructura del canto de las aves varía dependiendo de las características ambientales.

En primer lugar, la comparación del canto de especies de aves que habitan diferentes ambientes ha mostrado que la estructura temporal de la señal presenta una asociación con el

tipo y nivel de cobertura vegetal (Anderson & Conner 1985, Wiley 1991, Badyaev & Leaf 1997, Tubaro & Lijtmaer 2006). En ambientes cerrados, como por ejemplo selvas y bosques, los cantos suelen tener notas largas, con lenta modulación de frecuencia, y generalmente hay una considerable separación temporal entre las notas. En ambientes abiertos como pastizales, estepas y desiertos, en cambio, los cantos suelen tener notas breves con una menor separación temporal. Estas diferencias tienen sentido si se las analiza teniendo en cuenta la estructura de la señal que permite que la misma se propague mejor en cada ambiente (Richards & Wiley 1980, Wiley & Richards 1982, Wiley 1991). En ambientes cerrados, la principal fuente de degradación es la reverberación (o eco) producida por el rebote del sonido en las heterogeneidades fijas (hojas, ramas y troncos). Consecuentemente, el diseño óptimo de la señal es aquel que involucra notas largas y considerablemente separadas temporalmente, ya que los elementos poco distanciados tienden a superponerse por efecto del eco. En zonas abiertas, en cambio, la degradación ocurre principalmente por el efecto de las heterogeneidades móviles (celdas de aire en movimiento a diferente velocidad, temperatura y humedad) que generan fluctuaciones irregulares en la amplitud (o intensidad) de la señal. Como consecuencia, ciertas porciones del canto sufren una degradación relativamente leve y otras una alteración severa. En función de esto, la estructura óptima de las vocalizaciones es aquella que incluye notas breves con una alta tasa de repetición y cierto grado de redundancia, ya que de esta manera aumenta la probabilidad de que el receptor pueda decodificar la señal en base a la información presente en la porción distinguible de la misma.

Por otro lado, también se ha documentado que las frecuencias acústicas¹ del canto varían dependiendo del ambiente, y que tanto la frecuencia como el ancho de banda (la diferencia entre la frecuencia máxima y la mínima) tienden a ser mayores en las especies que habitan ambientes abiertos que en aquellas que se encuentran en ambientes cerrados (Morton 1975, Wiley 1991, Bertelli & Tubaro 2002, Tubaro & Lijtmaer 2006). Si bien estos resultados también han sido interpretados frecuentemente en el marco de la hipótesis de adaptación acústica, no existe en realidad una explicación clara para los mismos, dado que si el emisor se encuentra a más de un metro por encima del suelo, una señal de menor frecuencia (más grave) se propaga mejor que una de mayor frecuencia (más aguda) independientemente del ambiente. En algunos casos, estas diferencias han sido analizadas también teniendo en cuenta que los ambientes difieren en las frecuencias de los “ruidos ambientales” presentes en ellos (por

¹ A lo largo de la tesis el término “frecuencia” hace referencia a la frecuencia acústica del canto, utilizándose el término “tasa” para referirse a la periodicidad temporal con la que se repite el canto o una nota del mismo.

ejemplo el sonido causado por el viento, de baja frecuencia, y el causado por insectos, de alta frecuencia; Brenowitz 1982; Ryan & Brenowitz 1985). Por lo tanto, distintos ambientes podrían tener diferentes “ventanas acústicas” con menor interferencia, que podrían ser explotadas por las aves. Este efecto indirecto del ambiente, sin embargo, tampoco puede explicar satisfactoriamente las diferencias existentes a nivel de las frecuencias, y de hecho se cree actualmente que las mismas estarían definidas principalmente por factores diferentes a los ambientales (Catchpole & Slater 1985), tales como el tamaño corporal (Ryan & Brenowitz 1985) y el mayor costo que implica producir cantos más graves (Roberts et al. 1983).

1.2 - Los dialectos de canto del chingolo y su adaptación al ambiente

Además de la comparación entre cantos de diferentes especies, existe otra aproximación que permite poner a prueba la hipótesis de adaptación acústica. Este enfoque se basa en la existencia de especies cuyos cantos varían estructuralmente entre poblaciones, formando dialectos (Lemon 1967). La principal ventaja de estudiar la asociación entre la estructura del canto y el ambiente a nivel intraespecífico radica en que dicha asociación no se ve oscurecida por otros factores que también afectan las características de la señal y suelen diferir entre especies, como por ejemplo la estructura de la siringe, el tamaño corporal y la posición filogenética.

Si bien se ha encontrado una asociación entre la estructura de los dialectos y el ambiente en varias especies (por ejemplo *Parus major*, Hunter & Krebs 1979; *Zonotrichia albicollis*, Wasserman 1979; *Thryothorus ludovicianus*, Gish & Morton 1981; *Piranga rubra* y *P. olivacea*, Shy 1983), el caso paradigmático lo constituye el chingolo (*Zonotrichia capensis*; Figura 1.1). Esta especie posee una serie de características que hacen que sea ideal para el estudio de la asociación entre la estructura del canto y el ambiente. En primer lugar, es una de las especies más ampliamente distribuidas y más abundantes del neotrópico, estando presente desde Chiapas, al sur de México (10° N), hasta Tierra del Fuego (55° S). Además se encuentra en prácticamente todos los ambientes continentales e insulares de la región neotropical, desde el nivel del mar hasta altitudes superiores a los 4.000 metros, estando ausente únicamente en el interior de la selva amazónica (Chapman 1940). Esta capacidad de adaptación a ambientes sumamente diferentes permite estudiar y comparar las características del canto en una amplia diversidad de estructuras ambientales. Por otro lado, el estudio de las vocalizaciones se ve simplificado por el hecho de que en la mayor parte de la distribución de esta especie, cada



Figura 1.1 - Ejemplar adulto de chingolo (*Zonotrichia capensis*). Fotografía de Marcelo E. Salgado (www.panoramio.com/photo/73003).

individuo posee por lo general un único tipo de canto, muy estereotipado, que posee una estructura relativamente sencilla (Nottebohm 1969, 1975, King 1972). La duración total del canto es de entre uno y tres segundos e incluye un tema, o introducción, formado por entre una y cinco notas, y un trino final compuesto por varias repeticiones de una misma nota con una rápida modulación descendente de frecuencia (Figura 1.2).

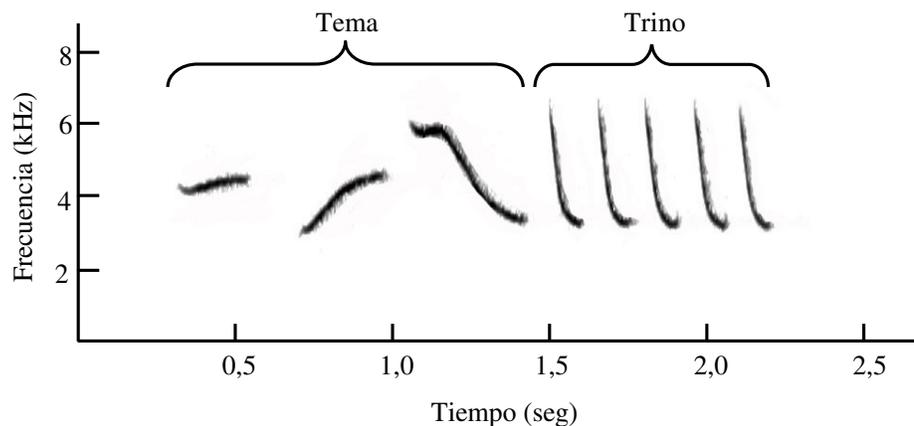


Figura 1.2 - Espectrograma (gráfico de frecuencia en función del tiempo) de un canto típico de chingolo, en donde se indican el tema y el trino.

Desde fines de la década del '60 se han identificado y caracterizado en distintas regiones de Argentina los dialectos presentes en esta especie, que se diferencian entre sí principalmente en la estructura temporal del trino (Nottebohm 1969, 1975, Handford 1981, 1988, Lougheed et al. 1989, Handford & Lougheed 1991, Tubaro et al. 1993, Tubaro & Segura 1994, Kopuchian et al. 2004). En las regiones templadas de su distribución en Argentina, que incluyen el noroeste, centro y este del país, el intervalo temporal entre las notas del trino (intervalo de trino) presenta una marcada correlación con el ambiente, siendo generalmente mayor en los ambientes cerrados y menor en los abiertos (Nottebohm 1975, Handford 1981, 1988, Lougheed et al. 1989, Handford & Lougheed 1991, Tubaro et al. 1993, Kopuchian et al. 2004). Este patrón es justamente el que se esperaría teniendo en cuenta las predicciones de la hipótesis de adaptación acústica, ya que la mayor separación temporal de las notas en ambientes cerrados evitaría su superposición por efecto del eco, mientras que la mayor tasa de repetición de las mismas en los ambientes abiertos facilitaría la decodificación de la señal en situaciones en las que los cantos se ven expuestos a fluctuaciones irregulares de amplitud. En la Figura 1.3 se muestran cantos representativos de varios dialectos de chingolo de Argentina y su asociación al ambiente.

A diferencia de lo que ocurre con la estructura temporal, el patrón de asociación entre la frecuencia del trino y el ambiente no es ni tan claro ni tan fácilmente predecible. Contrariamente a lo que se ha observado en la mayor parte de las aves, varios estudios han mostrado que los dialectos de ambientes cerrados suelen tener mayores frecuencias que los de ambientes abiertos (Nottebohm 1975, Handford & Lougheed 1991, Tubaro & Segura 1994). Sin embargo, esto no ocurre en todos los casos, y en realidad el patrón depende en gran medida de la/s variable/s de frecuencia consideradas (frecuencia mínima, frecuencia máxima o frecuencia enfatizada), ya que pueden incluso encontrarse patrones diferentes al analizar distintas variables (por ejemplo Kopuchian et al. 2004). Más aún, la asociación entre el ambiente y el ancho de banda también muestra patrones contrastantes en diferentes regiones (Handford & Lougheed 1991, Tubaro & Segura 1994).

1.3 - Hipótesis alternativas sobre la existencia de dialectos en el chingolo

Además de la hipótesis de adaptación acústica, existen otras explicaciones que podrían considerarse para analizar la existencia de diferentes dialectos en el chingolo. Las mismas han sido planteadas en el pasado o bien en el contexto de los dialectos de esta especie, o bien para

explicar la existencia de variación inter e intraespecífica en el canto en otras especies o grupos de aves. Si bien hay razones teóricas y empíricas por las cuales estas hipótesis alternativas no deben ser consideradas para explicar la asociación entre los dialectos y el ambiente en el chingolo, vale la pena mencionárselas en el contexto del estudio de la hipótesis de adaptación acústica en esta especie y discutir las razones por las cuales deben ser descartadas.

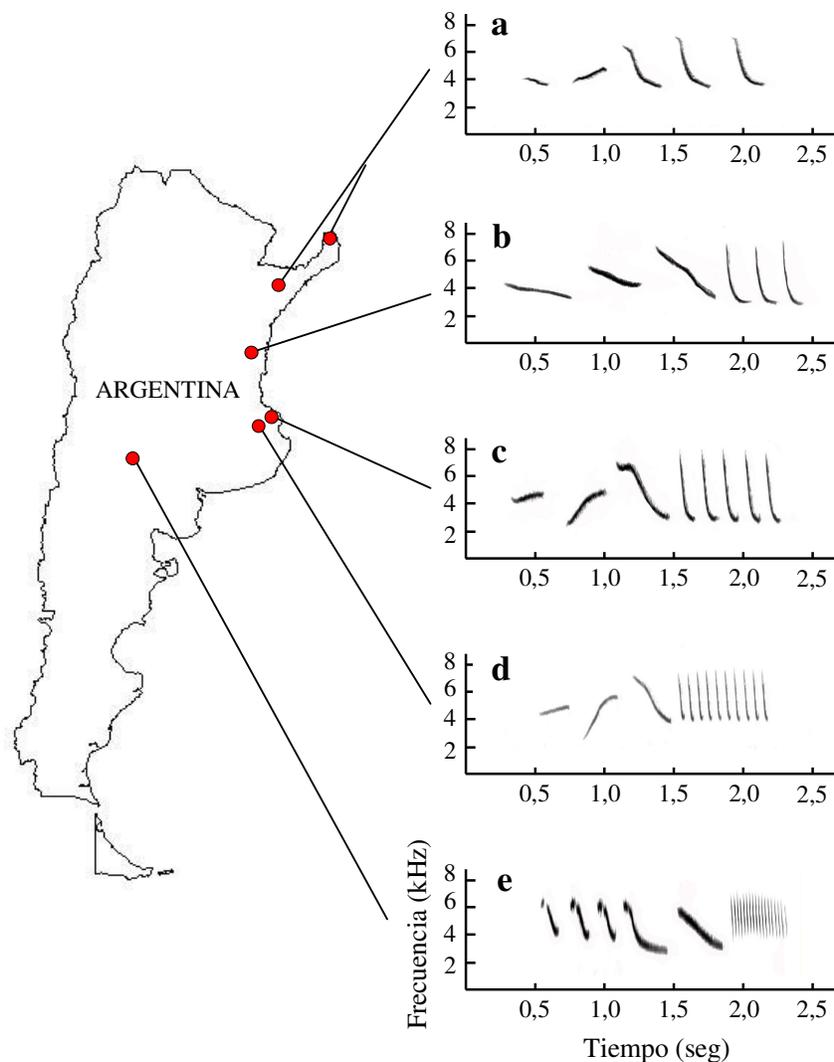


Figura 1.3 - Cantos representativos de diferentes dialectos de chingolo del centro y este de Argentina y su asociación al ambiente: a) dialecto de selva subtropical (Puerto Iguazú, Misiones) y de selva en galería (Esteros del Iberá, Corrientes), b) dialecto de espinal (Parque Nacional El Palmar, Entre Ríos), c) dialecto de talar (Magdalena, Buenos Aires), d) Dialecto de estepa (Magdalena, Buenos Aires), e) dialecto de cuyo (Laguna Amarga, La Pampa). Generalmente, los dialectos de ambientes cerrados poseen un mayor intervalo de trino (como a, b y c), mientras que en ambientes abiertos dicho intervalo es notoriamente menor (como d y e). Esquema modificado a partir de Tubaro 1999, con permiso del autor.

La primera explicación que se postuló para comprender la existencia de dialectos en el chingolo fue la hipótesis de adaptación genética (Nottebohm 1969). De acuerdo con esta hipótesis, la presencia de diferentes dialectos de canto en esta especie podría impedir que los individuos de distintas poblaciones se cruzaran entre sí, y por lo tanto ser ventajosa al restringir el flujo génico entre poblaciones adaptadas a condiciones ambientales diferentes. Uno de los problemas que se plantea en relación a esta hipótesis es que si bien explica la presencia de una asociación entre los dialectos y el ambiente, no permite justificar el hecho de que dicha asociación presenta regularidades consistentes con la presencia de la estructura óptima para la comunicación a distancia en cada ambiente (Handford 1988). Esta hipótesis posee además otro problema, que se relaciona con el hecho de que solamente postula un rol para los dialectos una vez que las diferencias genéticas entre las poblaciones de ambientes contiguos ya están establecidas. Sin embargo, si los dialectos aparecen luego de que ya existen dichas diferencias, los mismos no serían necesarios ya que otros mecanismos habrían permitido que éstas se establezcan. Visto desde otro ángulo, si los dialectos fuesen importantes para que las diferencias genéticas se establezcan, se debería buscar otra explicación que permita comprender cómo surgen los dialectos en primer lugar antes de que existan diferencias genéticas entre las poblaciones. A pesar de estos problemas de tipo teórico, la hipótesis de adaptación genética se abandonó como explicación para la existencia de dialectos en esta especie recién cuando se demostró que no existen diferencias genéticas entre los chingolos que habitan ambientes contiguos, aún cuando canten distintos dialectos, y que por lo tanto las diferencias en la estructura del canto no constituyen barreras al flujo génico entre poblaciones dialectales (Lougheed & Handford 1992, Lougheed et al. 1993).

Por otro lado, se sabe que la morfología de un ave, principalmente en relación con el tamaño corporal y la estructura del pico, afecta las características de su canto. Debido a esto, la presencia de diferencias morfológicas entre los chingolos de diferentes poblaciones dialectales también podría constituir una explicación alternativa para la existencia de diferentes estructuras de canto en esta especie. En primer lugar, está bien documentado que existe una correlación negativa entre el tamaño corporal y la frecuencia del canto en aves (Wallschläger 1980, Ryan & Brenowitz 1985, Wiley 1991, Badyaev & Leaf 1997, Tubaro & Mahler 1998, Bertelli & Tubaro 2002), y por lo tanto la existencia de diferencias de tamaño entre individuos de distintos ambientes podría explicar la presencia de una asociación entre la frecuencia y el ambiente en esta especie. Sin embargo, hay varias evidencias que muestran que esta explicación no es adecuada. Por un lado, la mayoría de los estudios que han mostrado

la correlación mencionada han sido interespecíficos, pero los resultados de los estudios intraespecíficos muestran que mayores tamaños corporales no siempre se asocian a menores frecuencias (Bowman 1979, 1983, Shy 1983). Además, si bien se han encontrado diferencias de tamaño en el chingolo entre poblaciones de diferentes altitudes o latitudes en estudios a gran escala (Chapman 1940, King 1972, Handford & Nottebohm 1976, Handford 1983, Loughheed & Handford 1992), no hay evidencias de que existan diferencias importantes de tamaño entre los individuos de ambientes contiguos que están separados solamente por unos pocos kilómetros, y son justamente estos individuos los que han mostrado en general claras diferencias en la estructura del canto (Handford 1981, 1988, Loughheed et al. 1989, Handford & Loughheed 1991, Tubaro et al. 1993, Tubaro & Segura 1994, Kopuchian et al. 2004). Por último, el tamaño corporal parece no estar relacionado con el tamaño de la siringe en esta especie, y estudios previos han mostrado que las diferencias de frecuencia entre dialectos no pueden ser explicadas por el tamaño corporal únicamente (Handford & Loughheed 1991). De manera similar, las diferencias entre los dialectos no pueden explicarse por diferencias en la morfología del pico. Si bien algunos estudios intraespecíficos han mostrado una influencia de la estructura del pico sobre las características del canto, dichos estudios han sido realizados en especies con una enorme diversidad en la forma y/o tamaño del mismo (Podos 2001, Ballentine 2006). Por el contrario, si bien estudios a gran escala han mostrado variaciones clinales en la morfología del pico en el chingolo, no existen evidencias de cambios abruptos entre poblaciones contiguas o separadas por unos pocos kilómetros, aún cuando posean diferentes dialectos (Handford 1983, 1985).

1.4 - El mecanismo de aprendizaje del canto en *Zonotrichia* y su influencia en la formación y el mantenimiento de los sistemas de dialectos asociados al ambiente

La falta de diferencias genéticas entre los chingolos de ambientes contiguos, aún cuando éstos canten dialectos diferentes (Loughheed & Handford 1992, Loughheed et al. 1993), sugiere que existe un intercambio de individuos entre dichos ambientes. Debido a que el canto en esta especie es aprendido (Egli 1971, Tubaro et al. 1997), aún así puede formarse y mantenerse un sistema de dialectos asociado al ambiente.

Si bien el aprendizaje del canto no ha sido estudiado en detalle y de manera extensiva en esta especie, el modelo de superproducción e incorporación selectiva, que es el mecanismo de aprendizaje en passeriformes oscines más aceptado actualmente, ha sido desarrollado en

Zonotrichia leucophrys, una de las especies co-genéricas del chingolo que habitan el hemisferio norte (Nelson & Marler 1994). Según este modelo, cada pichón incorpora durante la etapa sensitiva temprana una gran cantidad de cantos. Al año siguiente, ya como juvenil, incorpora de manera definitiva en el repertorio aquellos más similares a los que escucha cantar a sus vecinos. Consistentemente con este modelo, existen evidencias que indican que el chingolo incorpora el canto durante las primeras semanas de su desarrollo (Egli 1971, Tubaro et al. 1997). Así, en el caso particular de esta especie en el que cada adulto posee generalmente un único canto, la aplicación del modelo implicaría que el pichón incorpora varios cantos durante la etapa sensitiva temprana y luego el que cristaliza es el que más se parece al que escucha cantar a sus vecinos como juvenil.

En primer lugar, dado que los pichones aprenden el canto en base a lo que escuchan cantar a sus congéneres, la formación de los dialectos sería un resultado esperable si los individuos incorporasen únicamente los cantos percibidos más claramente. Esto se debe a que las estructuras menos eficientes para la comunicación a distancia son filtradas por el ambiente y por lo tanto en este caso solamente aquellas que tiendan a resistir mejor la degradación impuesta por el mismo serían incorporadas por el pichón (Hansen 1979, Nottebohm 1985). Consistentemente con esta idea, se ha demostrado que cuando los pichones de la ratona de Carolina (*Thryothorus ludovicianus*) son expuestos durante el período de aprendizaje a cantos en su versión normal y a cantos degradados, incorporan selectivamente los primeros en su repertorio (Morton et al. 1986).

Para el mantenimiento de los dialectos en el tiempo, cada individuo debe o bien permanecer en su ambiente natal y aprender su canto en dicho ambiente, o bien dispersar a un ambiente diferente y cantar un canto correspondiente al dialecto del ambiente al que dispersa. El modelo de superproducción e incorporación selectiva permite explicar cómo podría darse esta segunda opción, ya que existe variabilidad en el intervalo de trino de cada dialecto y los rangos de dichos intervalos usualmente se superponen entre ambientes contiguos. Así, cada pichón al incorporar varios cantos en la etapa sensitiva puede poseer cierta variabilidad de estructuras y si dispersa hacia el ambiente contiguo puede cristalizar aquella que más se parezca a la que escucha cantar a sus vecinos. De hecho, este modelo ha sido propuesto como responsable del mantenimiento de los dialectos en *Z. leucophrys* (Nelson 2000). Para que se mantengan los dialectos también es necesario que los individuos vuelvan a la misma área todos los años luego de los movimientos estacionales que tienen en muchos casos, y existen

evidencias que sugieren que los chingolos vuelven de hecho año tras año al sitio en el que se establecen por primera vez (Handford & Nottebohm 1976).

1.5 - La producción de las vocalizaciones a nivel de la siringe y sus posibles consecuencias en los dialectos del chingolo

Si bien la estructura del canto de las aves en general y del chingolo en particular también depende obviamente de las características de la siringe y del proceso de fonación (Podos 1997), muy pocos estudios han analizado su influencia. La principal razón de esto es que hasta hace muy poco tiempo no se había desarrollado una descripción concreta de cómo la morfología y la fisiología de la siringe pueden afectar al canto durante el proceso de producción del mismo. Recientemente, sin embargo, se ha desarrollado un modelo que permite relacionar clara y explícitamente las características de la siringe y el proceso de fonación con la estructura de las vocalizaciones. Este modelo se basa en la observación reciente de que el canto está controlado por un número pequeño de músculos, que a su vez están controlados por unos pocos centros neuronales discretos, y el planteo central del mismo es que la mayoría de los sonidos generados durante la vocalización de las aves pueden ser interpretados en base a unos pocos parámetros básicos: la presión en el saco aéreo, la tensión de los labios siringeos y en ciertos casos el control activo del flujo de aire a través de la siringe (Gardner et al 2001., Laje et al. 2002, Mindlin & Laje 2005).

La aplicación de este modelo al estudio de los dialectos del chingolo podría permitir la exploración de aspectos de los mismos que hasta ahora no se han podido analizar. En particular, se podría estudiar la asociación entre diferentes variables del canto y comprender los efectos que podrían tener las limitaciones existentes durante la producción de las vocalizaciones sobre la diversidad de dialectos posibles en esta especie.

1.6 - Interrogantes aún no resueltos

El chingolo constituye, como se mencionó más arriba, el caso paradigmático de asociación entre la estructura de los dialectos de canto y el ambiente, y es por lo tanto una de las especies en donde más se ha estudiado la hipótesis de adaptación acústica. Sin embargo, la mayor parte de dichos estudios han sido descriptivos, incluyendo el análisis de la asociación entre la

estructura de los dialectos y el ambiente en diversas regiones de la Argentina (Nottebohm 1969, 1975, Handford 1981, 1988, Loughheed et al. 1989, Handford & Loughheed 1991, Tubaro et al. 1993, Tubaro & Segura 1994, Kopuchian 2004) y el estudio de la variabilidad genética y morfológica dentro de la especie (Handford 1983, 1985, Loughheed & Handford 1992, Loughheed et al. 1993). Prácticamente no se han realizado estudios experimentales o análisis que apunten a evaluar las premisas y las predicciones claves de la hipótesis de adaptación acústica. Como consecuencia, aún existen diversos interrogantes sobre la aplicabilidad de dicha hipótesis para la explicación de los patrones de asociación entre la estructura del canto y el ambiente. Por otro lado, también hay dudas sobre algunos aspectos de dichos patrones, tales como las posibles causas de la presencia de diferencias entre dialectos a nivel de las frecuencias y la existencia de áreas o regiones en donde la asociación entre la estructura de los dialectos y el ambiente no muestra los patrones esperados.

En primer lugar, para que la estructura de cada canto o dialecto esté adaptada para minimizar el efecto negativo de la degradación al atravesar el ambiente, como plantea la hipótesis de adaptación acústica, debe ocurrir a) que el nivel y tipo de degradación sufrida por la señal dependa efectivamente de las características del ambiente que atraviesa, b) que cada dialecto de canto represente la estructura acústica óptima para la propagación a distancia en su ambiente nativo, y c) que la degradación de la señal afecte negativamente a la comunicación. Aún cuando estos puntos han sido mencionados de manera general en el planteo de la hipótesis de adaptación acústica, pocas veces han sido analizados de manera explícita o puestos a prueba experimentalmente. En relación al primer punto, si bien varios estudios han mostrado que efectivamente en ambientes cerrados la principal fuente de degradación la constituye la reverberación y en ambientes abiertos las fluctuaciones irregulares de amplitud (Morton 1975, Richards & Wiley 1980, Brown & Handford 1996, 2000), relativamente pocos estudios han comparado la degradación sufrida por cantos reales de aves en distintos ambientes (Morton 1975, Balsby et al. 2003). En particular, no existen estudios que muestren cómo se degradan las vocalizaciones del chingolo al atravesar el ambiente en el cual son utilizadas y que comparen si efectivamente distintos ambientes generan diferentes tipos de modificaciones en su estructura. Con respecto al segundo punto, aún cuando la estructura del dialecto utilizado por los chingolos en cada ambiente suele ser consistente con lo que predice la hipótesis de adaptación acústica, no se han realizado estudios que muestren que el dialecto específico de cada ambiente se propaga mejor en dicho ambiente que otras posibles estructuras (o en concreto que los cantos de otros dialectos de la especie). Finalmente, y en

relación al tercer punto, si bien diferentes estudios han mostrado que algunas especies poseen la capacidad de diferenciar los cantos degradados de los no degradados (Richards 1981, Morton et al. 1986, Naguib 1995, Simonetti et al. 1996, Nelson & Stoddard 1998, Naguib et al. 2000), la mayoría de estos análisis no se han realizado en el contexto de la hipótesis de adaptación acústica y aún no está claro cuál es la manera concreta en la que la degradación afecta a la comunicación ni si la adaptación de los cantos al ambiente puede minimizar sus efectos.

Por otro lado, no está claro aún cuáles podrían ser las causas de la existencia de diferencias en la frecuencia entre dialectos. Como se mencionó más arriba, la explicación de dichas diferencias basada únicamente en la adaptación del canto a los distintos ambientes en el contexto de la minimización de la degradación no es satisfactoria, ya que en todos ellos las frecuencias graves tienden a degradarse más que las agudas. La falta de hipótesis alternativas está probablemente relacionada con el hecho de que el tipo de asociación entre la frecuencia y el ambiente es sumamente inconsistente en esta especie, ya que si bien en algunos casos los dialectos de ambientes cerrados tienen mayores frecuencias que los de ambientes abiertos, este patrón no es general y depende en gran medida de las variables de frecuencia consideradas (Nottebohm 1975, Handford & Loughheed 1991, Tubaro & Segura 1994, Kopuchian et al. 2004).

Finalmente, si bien la asociación entre la estructura temporal de los dialectos del chingolo y el ambiente es generalmente consistente con las predicciones de la hipótesis de adaptación acústica, el patrón opuesto al esperado, en el cual los dialectos de ambientes abiertos poseen intervalos de trino mayores que aquellos de ambientes cerrados, ha sido encontrado en algunas áreas (Nottebohm 1975, Handford 1981, 1988, Tubaro & Segura 1994). Las causas de la existencia de estos patrones invertidos aún se desconocen, y existen dos tipos de explicaciones posibles. Por un lado, podría ocurrir que estos sistemas invertidos existan porque por alguna razón en particular, que puede ser diferente en cada caso, en dichas áreas los cantos no estén adaptados para minimizar la degradación. Por otro lado, podría ocurrir que los cantos sí posean la estructura adecuada para minimizar la degradación, pero que las áreas en cuestión posean características particulares que hagan que las fuentes de degradación del canto sean diferentes a las habituales, y por lo tanto los patrones de asociación entre la estructura del canto y el ambiente también difieran de lo esperado. Estas áreas con patrones de

asociación invertidos constituyen por lo tanto sistemas interesantes para el estudio de la hipótesis de adaptación acústica.

1.7 - Objetivos y áreas de estudio

Teniendo en cuenta los interrogantes que aún existen en torno a la correlación entre la estructura de las vocalizaciones de chingolo y el ambiente, el objetivo general de esta tesis fue evaluar desde una perspectiva integral si la hipótesis de adaptación acústica puede explicar la diversidad de dialectos existentes en esta especie y la asociación entre los mismos y el ambiente. Para ello, se incluyeron en el análisis aproximaciones a) descriptivas, que consistieron en el estudio de los patrones de asociación existentes en ciertos ambientes, b) experimentales, a través de las cuales se puso a prueba si se cumplen las condiciones necesarias para que dicha hipótesis pueda postularse como explicación, y c) basadas en modelos, que utilizaron el modelo de fonación en aves recientemente desarrollado para analizar la interdependencia de las variables del canto en el marco de las limitaciones impuestas por la siringe y su posible rol en la explicación de las diferencias de frecuencia existentes entre dialectos.

Esta evaluación de la hipótesis de adaptación acústica se realizó tanto en un área que presenta un patrón de asociación consistente con lo que predice dicha hipótesis como en un área que presenta un patrón de asociación invertido, con el objetivo de analizar su generalidad. Por un lado, se eligió la estancia El Destino, en el partido de Magdalena, en el este de la Provincia de Buenos Aires, que incluye los ambientes de talar (ambiente cerrado) y estepa (ambiente abierto), además de una pequeña extensión de bañado (ambiente también abierto). Estudios previos realizados por nuestro grupo demostraron que en esta área hay un patrón de asociación entre la estructura del canto y el ambiente que sigue los parámetros habituales (intervalos de trino mayores en el ambiente cerrado que en el abierto; Tubaro et al. 1993, Kopuchian et al. 2004). Para la elección de un área que presentara un sistema de dialectos invertido, se tuvo en cuenta que Tubaro & Segura (1994) habían descripto previamente una inversión en el patrón de asociación entre la estructura del canto y el ambiente en los alrededores de la laguna de Chasicó, al sur de la Provincia de Buenos Aires. Dicha área presenta una transición entre el espinal (ambiente cerrado) y la estepa (ambiente abierto), siendo los intervalos de trino significativamente mayores en la estepa que en el espinal (Figura 1.4). Ciertas características de esta área, tanto en relación a su vegetación como

climáticas, son comunes a toda una región relativamente amplia que abarca el sur de la Provincia de Buenos Aires y el sudeste de la Provincia de La Pampa. Esto sugiere que la asociación invertida entre la estructura del canto y el ambiente que se encontró en la laguna de Chasicó podría ser el patrón general en toda esta región. En base a esto se eligió como segunda área de estudio a los alrededores de la laguna de Guatraché, al sudeste de la Provincia de La Pampa, que se encuentra a alrededor de 100 km de la Laguna de Chasicó y forma parte de la región mencionada (y presenta ciertas ventajas logísticas con respecto a la laguna de Chasicó para la realización de los estudios a campo que forman parte de esta tesis).

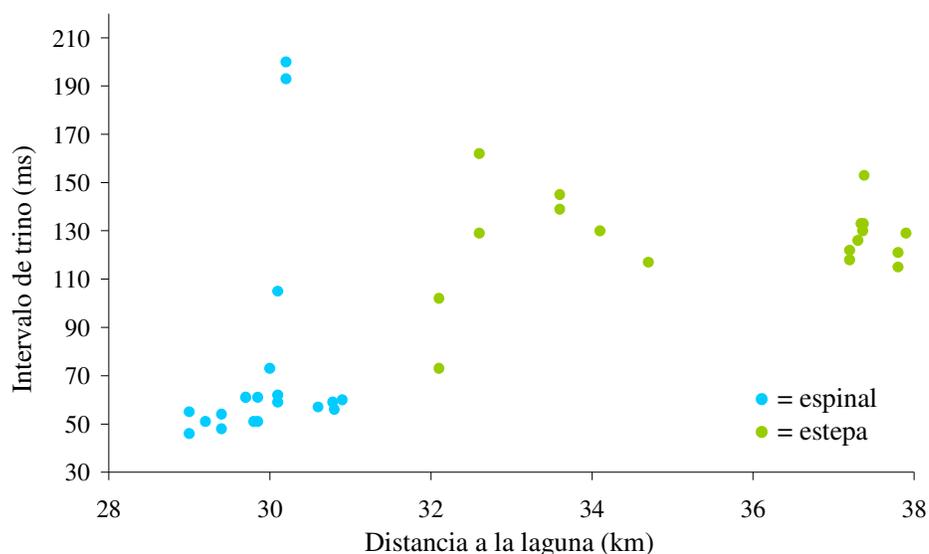


Figura 1.4 - Intervalo de trino en los dos ambientes presentes en los alrededores de la laguna de Chasicó, en relación a la distancia a la laguna. Puede observarse que el intervalo de trino es menor en el espinal (ambiente cerrado) que en la estepa (ambiente abierto), lo que constituye un patrón de asociación invertido en relación a las predicciones de la hipótesis de adaptación acústica. Esta figura fue obtenida a partir de un gráfico no publicado del estudio de Tubaro & Segura (1994), con permiso de los autores.

En el marco del objetivo general mencionado, y teniendo en cuenta los tres tipos de análisis descriptos más arriba, se plantearon tres objetivos concretos que se detallan a continuación.

El primer objetivo consistió en estudiar los dialectos presentes en los alrededores de la laguna de Guatraché y analizar el patrón de asociación entre la estructura del canto y el ambiente, para evaluar específicamente si presenta el mismo tipo de inversión que había sido detectada en la laguna de Chasicó. Este objetivo constituye el segundo capítulo de esta tesis.

Tal como se argumentó más arriba, más allá de cual sea el patrón de asociación en cada área, para postular que dicha asociación se debe a una adaptación de los cantos al ambiente es fundamental poder probar que la degradación sufrida por la señal depende del ambiente que atraviesa, que cada dialecto posee la estructura óptima para propagarse a distancia en su ambiente nativo, y que la degradación afecta negativamente a la comunicación. Por lo tanto, el segundo de los objetivos de este estudio consistió en poner a prueba cada uno de estos tres puntos utilizando una aproximación experimental. La misma incluyó experimentos de transmisión de cantos reales de chingolo para estudiar la degradación de la señal al atravesar el ambiente y experimentos de playback para estudiar las respuestas de los chingolos ante cantos degradados y no degradados. Los experimentos se realizaron en las dos áreas de estudio para poner a prueba si en ambos casos la hipótesis de adaptación acústica puede explicar la asociación entre los dialectos y el ambiente, aún cuando los patrones de asociación difieren notoriamente entre ellas. El estudio de la degradación de la señal a través de los experimentos de transmisión constituye el tercer capítulo de esta tesis, y el análisis de la respuesta mediante los experimentos de playback constituye el cuarto capítulo.

El tercer objetivo consistió en la utilización del modelo de fonación recientemente desarrollado para estudiar la diversidad de dialectos existentes en el chingolo y la asociación entre variables del canto desde la perspectiva de las limitaciones impuestas por la producción de las vocalizaciones a nivel de la siringe. Más específicamente, se analizó si las variables de frecuencia pueden depender de las variables temporales, y si esto puede de alguna manera explicar las diferencias de frecuencias existentes entre dialectos, aún cuando no existan evidencias que sugieran que diferentes frecuencias deberían ser seleccionadas en distintos ambientes. El estudio de los dialectos a través de los modelos de fonación constituye el quinto capítulo de esta tesis.

Finalmente, en el sexto y último capítulo se desarrollan las conclusiones generales, analizando la asociación entre los dialectos de chingolo y el ambiente en el marco de la hipótesis de adaptación acústica desde una visión integral, que incluye los aportes de cada una de las aproximaciones descriptas.

CAPÍTULO 2: PATRONES DE ASOCIACIÓN ENTRE LOS DIALECTOS Y EL AMBIENTE EN EL ESTE DE LA PROVINCIA DE BUENOS AIRES Y EL SUDESTE DE LA PROVINCIA DE LA PAMPA

2.1 - Resultados previos sobre la asociación entre la estructura de los dialectos y el ambiente en Magdalena

Una de las áreas de estudio elegidas para poner a prueba la hipótesis de adaptación acústica fue la estancia El Destino (35° 13' S, 57° 38' W), ubicada en el partido de Magdalena, en el este de la Provincia de Buenos Aires. Esta área presenta tres ambientes distintos: bañado, talar y estepa. El bañado se encuentra en contacto con el Río de la Plata, y tiene una extensión menor que los otros dos ambientes. Se trata de un ambiente abierto inundable, en el que hay presentes comunidades de especies hidrófilas como el junco (*Scirpus californicus* y *Scirpus olmeri*) y la totora (*Typha* spp.), pajonales de cortadera (*Scirpus giganteus*) y espartillares de *Spartina densiflora*, además de otras especies herbáceas como *Salicornia ambigua*, *Paspalum vaginatum*, *Mentha pulegium*, *Pamphalea bupleurifolia* y *Distichlis* spp. A medida que uno se aleja del río se ingresa en el talar, un bosque xeromórfico de baja altura compuesto por tala (*Celtis tala*), coronillo (*Scutia buxifolia*), sombra de toro (*Jodina rhombifolia*) y acacia (*Acacia caven*), entre otras especies. En esta zona, el bosque cerrado se dispone en cordones paralelos a la costa, que están asentados sobre terrenos altos formados por conchilla. Dichos cordones están separados entre sí por franjas deprimidas, ocupadas por vegetación herbácea. Finalmente, más alejada del río se encuentra la estepa, un ambiente herbáceo prácticamente sin árboles, a excepción de unos pocos talas dispersos y algunos eucaliptos (*Eucalyptus* spp.) plantados por el hombre. Las especies herbáceas representativas de este ambiente pertenecen a los géneros *Stipa*, *Piptochaetium*, *Briza*, *Distichlis*, *Bothriochloa*, *Cynara*, *Dioclea*, *Danthonia* y *Eryngium*. Descripciones más detalladas de las comunidades vegetales de estos ambientes pueden encontrarse en Parodi (1940) y Cabrera (1949, 1976). La transición entre estos tres ambientes presenta un ecotono tanto en la frontera entre el bañado y el talar como, y especialmente, en la frontera entre el talar y la estepa. En este último caso, a medida que uno se aleja del río los cordones de bosque se hacen cada vez más angostos y están más separados entre sí por franjas de vegetación herbácea. La distribución y la estructura de los ambientes descriptos se pueden observar en la Figura 2.1.

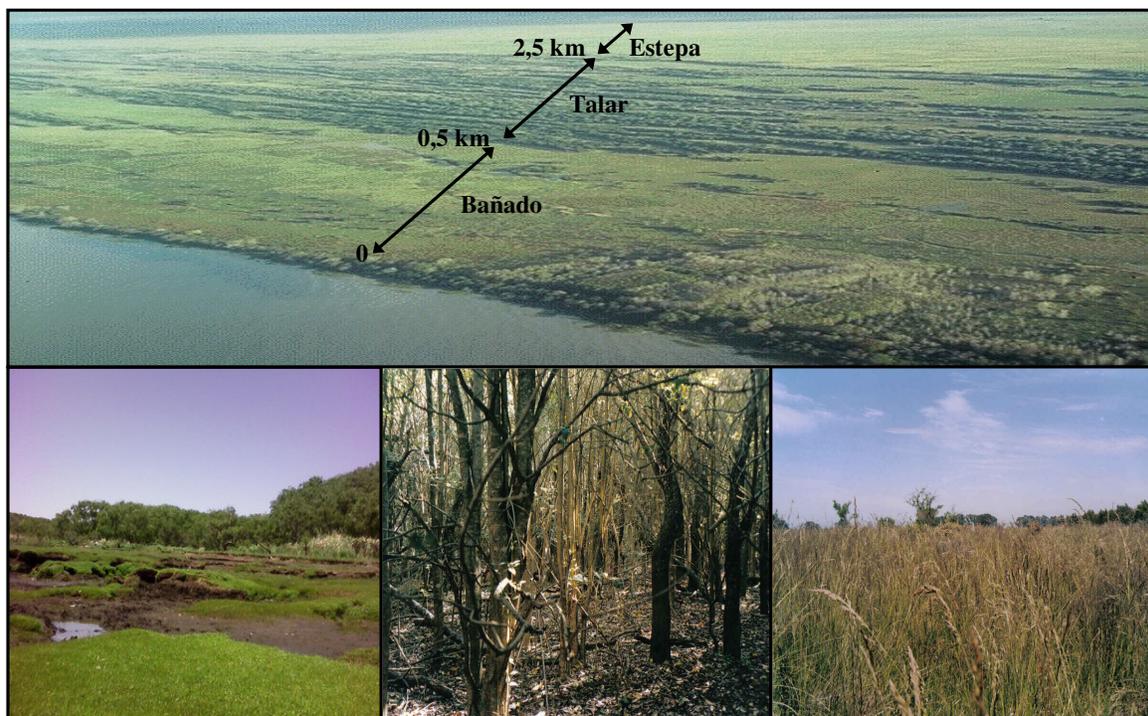


Figura 2.1 - Distribución y características de los ambientes presentes en la costa del Río de la Plata en el este de la Provincia de Buenos Aires, más específicamente en el área de Magdalena. Arriba: fotografía aérea obtenida desde el río, en la que se señalan los ambientes y las distancias desde el río en las que ocurren las transiciones entre los mismos. Se puede observar el bañado en la costa, que luego es reemplazado por el talar a medida que se incrementa la distancia al río, y finalmente la estepa al fondo (nótese que debido a la perspectiva de la fotografía el bañado aparece desproporcionadamente mayor que los otros dos ambientes). Puede observarse también el ecotono entre el talar y la estepa, en el cual las franjas de bosque son cada vez más angostas y más aisladas al alejarse del río. Abajo izquierda: detalle del bañado. Abajo centro: detalle del talar. Abajo derecha: detalle de la estepa.

Los dialectos de canto del chingolo en esta área ya habían sido estudiados en detalle por nuestro grupo antes del inicio de este estudio de tesis, habiéndose realizado grabaciones en los distintos ambientes en 1987 (Tubaro et al. 1993) y 2000 (Kopuchian et al. 2004). Estos estudios han mostrado que existe una clara asociación entre la estructura de los dialectos y el ambiente. En particular, es notorio el mayor intervalo de trino presente en el talar en comparación con el bañado y la estepa (Figura 2.2), siendo en promedio 95 ms en el primero y 69 ms en los ambientes abiertos. Esta diferencia, que es además altamente significativa ($p < 0,01$), muestra que la asociación entre los dialectos y el ambiente en esta área es consistente con el patrón encontrado en la mayoría de los estudios de esta especie (Nottebohm 1975, Handford 1981, 1988, Loughheed et al. 1989) y con lo que predice la hipótesis de adaptación acústica, habiendo más separación entre las notas del trino en el ambiente cerrado

que en los ambientes abiertos. Por otro lado, los resultados de ambos estudios muestran que el patrón de asociación es clinal, y no abrupto (ver Figura 2.2), lo que es consistente con la presencia de un ecotono en las fronteras entre ambientes.

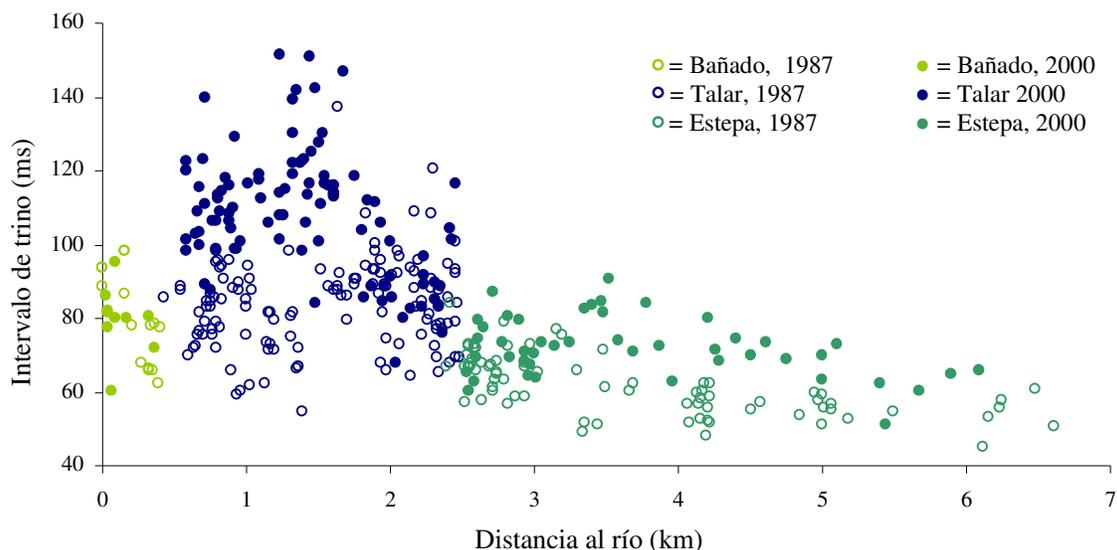


Figura 2.2 - Intervalo de trino en función de la distancia al Río de la Plata en grabaciones obtenidas en 1987 y 2000. En ambas temporadas el intervalo de trino fue notoriamente mayor en el talar (ambiente cerrado) que en el bañado y la estepa (ambientes abiertos). Nótese además que el intervalo de trino fue superior en los cantos de 2000 que en los de 1987. Figura modificada a partir de Kopuchian et al. 2004.

Además de las diferencias en el intervalo de trino, estos estudios mostraron que los ambientes abiertos y el ambiente cerrado difieren significativamente en el número de notas del trino, que es menor en el ambiente cerrado, y en las frecuencias mínimas, enfatizadas y máximas del trino, siendo las primeras dos menores en el ambiente cerrado y la tercera mayor.

Por otro lado, el hecho de que se hayan hecho dos estudios sobre la asociación entre la estructura del canto y el ambiente en esta área y que las grabaciones para cada uno de ellos hayan sido obtenidas con 13 años de diferencia (1987 y 2000) permitió estudiar la estabilidad de la estructura de cada uno de los dialectos. Esta comparación mostró que si bien el patrón general de asociación entre la estructura del canto y el ambiente se mantuvo en los 13 años transcurridos, la estructura fina de los dialectos cambió significativamente entre 1987 y 2000, habiéndose registrado pequeñas pero significativas variaciones entre ambas temporadas tanto en el intervalo de trino como en las frecuencias (Kopuchian et al. 2004; ver Figura 2.2).

2.2 – Estudio de la asociación entre la estructura de los dialectos y el ambiente en la laguna de Guatraché

2.2.1 – Introducción

Si bien la asociación entre la estructura de los dialectos del chingolo y el ambiente es generalmente consistente con las predicciones de la hipótesis de adaptación acústica, en algunos casos se han encontrado patrones opuestos al esperado. En particular, se han encontrado dialectos con intervalos de trino muy largos en algunas regiones muy áridas de Argentina, como por ejemplo la puna y la Patagonia (Nottebohm 1975, Handford 1981, 1988). Otra de estas excepciones ha sido descrita por Tubaro y Segura (1994) en el área de la laguna de Chasicó (sur de la Provincia de Buenos Aires), que a diferencia de las áreas mencionadas no es particularmente árida. En dicha área el patrón de asociación entre la estructura de los dialectos y el ambiente está invertido, ya que los intervalos de trino son significativamente mayores en el ambiente abierto que en el cerrado (ver Figura 1.4, pág 21). El hecho de que ciertas características de la vegetación y el clima de esta área sean compartidas por una región relativamente amplia que abarca el sur de la Provincia de Buenos Aires y el sudeste de la Provincia de La Pampa, sugiere que la asociación invertida entre la estructura del canto y el ambiente presente en la laguna de Chasicó podría ser el patrón general en toda esta región. En particular, este patrón podría estar presente en la laguna de Guatraché, que se encuentra en el sudeste de la Provincia de La Pampa, a unos 100 km al noroeste de la laguna de Chasicó, y que también se encuentra dentro de la región mencionada.

El objetivo de esta parte del estudio consistió en analizar el patrón de asociación entre la estructura del canto del chingolo y el ambiente en los alrededores de la laguna de Guatraché, que incluyen tanto un ambiente cerrado (espinal) como un ambiente abierto (estepa). Además de analizar este patrón en la laguna de Guatraché en sí misma, esta primera parte del estudio permitió ver si el patrón invertido puede considerarse como característico de toda la región del sur de la Provincia de Buenos Aires y el sudeste de la Provincia de La Pampa. Debe destacarse, por otra parte, que el patrón encontrado previamente en la laguna de Chasicó (Tubaro & Segura 1994) estuvo basado en el análisis de una cantidad relativamente pequeña de individuos grabados a lo largo de una transecta, mientras que en este caso se utilizó un diseño bidimensional y se grabó una mayor cantidad de individuos para estudiar el patrón de asociación entre los dialectos y el ambiente de una manera más completa y detallada.

Por otro lado, se identificó una parte del área de los alrededores de la laguna en la cual el espinal original fue transformado en pastizal durante la primera mitad del siglo pasado, lo que permitió también el estudio de las vocalizaciones utilizadas actualmente en dicha área transformada y el análisis de la influencia que puede haber tenido sobre ellas la modificación del ambiente.

2.2.2 - Descripción del área de estudio y sus ambientes

El área de estudio comprendió alrededor de 100 km² (12,5 x 8 km), específicamente hacia el norte y el oeste de la laguna de Guatraché (37° 45' S, 63° 35' W). La laguna se encuentra en una depresión, y la elevación del terreno circundante determina el tipo de ambiente. En contacto con la laguna, en zonas relativamente bajas, se encuentra el espinal, un bosque xeromórfico muy denso formado por una compleja asociación de árboles leguminosos dominados por el Caldén (*Prosopis caldenia*) y varios arbustos (Cabrera & Willink 1980). Al alejarse de la laguna, en terrenos de mayor elevación, el ambiente es una estepa herbácea dominada por especies de flechilla de los géneros *Stipa* y *Piptochaetium* (Cabrera & Willink 1980). Se puede observar la estructura de ambos ambientes en la Figura 2.3. Originalmente, el espinal ocupaba toda la extensión de la depresión, pero una considerable porción del mismo fue transformada en pastizal durante la primera mitad del siglo pasado. Tanto el área transformada como la estepa son actualmente utilizadas para agricultura y pastoreo de ganado y la estructura de la vegetación es la misma en ambos ambientes.



Figura 2.3 - Estructura de la vegetación en los dos ambientes presentes en los alrededores de la laguna de Guatraché, en el sudeste de la Provincia de La Pampa. Izquierda: espinal. Derecha: estepa.

La distribución original de los ambientes fue estimada con información obtenida a partir de: 1) la comparación entre mapas topográficos del siglo pasado del Instituto Geográfico Militar, que poseen información sobre la vegetación, e imágenes satelitales actuales (los ambientes inferidos a partir de dichas imágenes fueron verificados en el campo), 2) las líneas de altitud del terreno que rodea la laguna, dado que como se mencionó más arriba el ambiente está determinado por la altitud, y 3) la distribución actual de parches remanentes de espinal que eran originalmente parte del espinal continuo. A partir de esta información se pudo determinar que el área transformada corresponde a una franja de entre 1 y 3 km de ancho que originalmente constituía la porción del espinal en contacto con la estepa.

La distribución actual de los ambientes puede observarse en la Figura 2.4.

2.2.3 - Grabación y análisis de las vocalizaciones

Se grabaron 150 individuos de chingolo en el área de estudio durante noviembre de 2003 (Figura 2.4). Las grabaciones fueron realizadas con un grabador Marantz PMD222 y un micrófono preamplificado direccional Senheiser ME66. Se grabaron entre 5 y 25 cantos por individuo, excepto en unos pocos casos en los que el ejemplar voló o dejó de cantar antes de la quinta vocalización (11 individuos, un 7% del total de chingolos grabados). Si bien por lo general únicamente los machos cantan en esta especie (King 1972), no es posible descartar que alguna de las grabaciones corresponda a una hembra dado que los sexos no se pueden distinguir a distancia.

Dado que los chingolos generalmente cantan únicamente dentro de sus territorios, es relativamente sencillo muestrear un área sin anillar a los individuos y aún así no grabar accidentalmente el mismo sujeto más de una vez. Para garantizar esto, se grabó en cada punto del área de estudio solamente una vez y no se grabaron individuos que estuviesen a menos de 50 metros de distancia entre sí, con la excepción de vecinos cantando simultáneamente (Nottebohm 1969).

En la mayor parte de su distribución, los chingolos cantan usualmente un único tipo de canto muy estereotipado (Nottebohm 1969, 1975, King 1972). Debido a esto, se utilizó únicamente un canto por individuo para el análisis, eligiéndose el mejor grabado (es decir el que tuviese una mejor relación señal/ruido). En los pocos casos en los que un mismo individuo cantó más

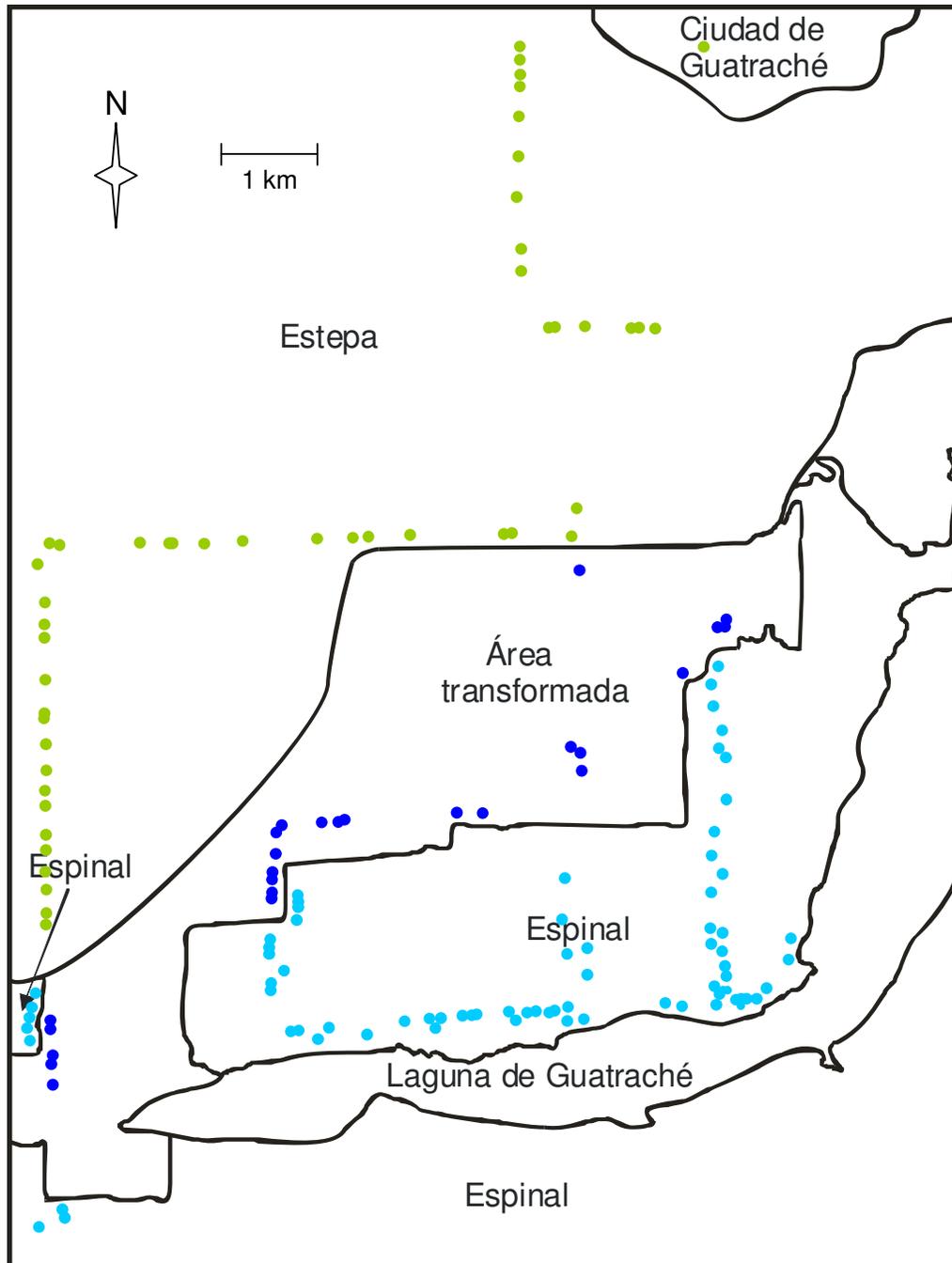


Figura 2.4 - Mapa esquemático del área de estudio en los alrededores de la laguna de Guatraché, en el que se indica la distribución actual de los ambientes y la ubicación de los individuos de chingolo grabados para este estudio. Originalmente la laguna estaba rodeada en su totalidad por el espinal, que ocupaba todas las partes deprimidas del terreno, mientras que más alejada de la misma estaba la estepa. Sin embargo, solamente una parte de la distribución original del espinal se encuentra presente en la actualidad, ya que una franja de entre 1 y 3 km de ancho que se encontraba en contacto con la estepa ha sido transformada en pastizal durante la primera mitad del siglo pasado. ● = chingolos grabados en el espinal; ● = chingolos grabados en la estepa; ● = chingolos grabados en el área transformada.

de un tipo de canto (18 individuos, un 12% del total), también se eligió solamente un canto para evitar incluir vocalizaciones no independientes en el conjunto de datos (la inclusión de los dos cantos de cada uno de estos individuos no alteró los resultados). Se incluyeron solamente los cantos completos en el análisis, omitiendo aquellos que no poseían el trino final. Se digitalizaron y analizaron todos los cantos utilizando el programa Raven 1.2 (Charif et al. 2004). La digitalización se realizó a una tasa de 22.050 Hz. Para los análisis a través de los espectrogramas se utilizó la función de ventana “hamming”, un cuadro de 256 muestras, un ancho de banda de 112 Hz y la opción “Cool” de esquema de colores, manteniéndose el brillo y el contraste en 50% en todos los casos para estandarizar las condiciones de medición. Se utilizó el esquema de colores mencionado en lugar del tradicional en escala de grises porque genera un mayor contraste entre las notas y el fondo, lo que permite determinar de manera más objetiva el comienzo y el final de cada nota y facilita por lo tanto las mediciones realizadas sobre el espectrograma (Figura 2.5).

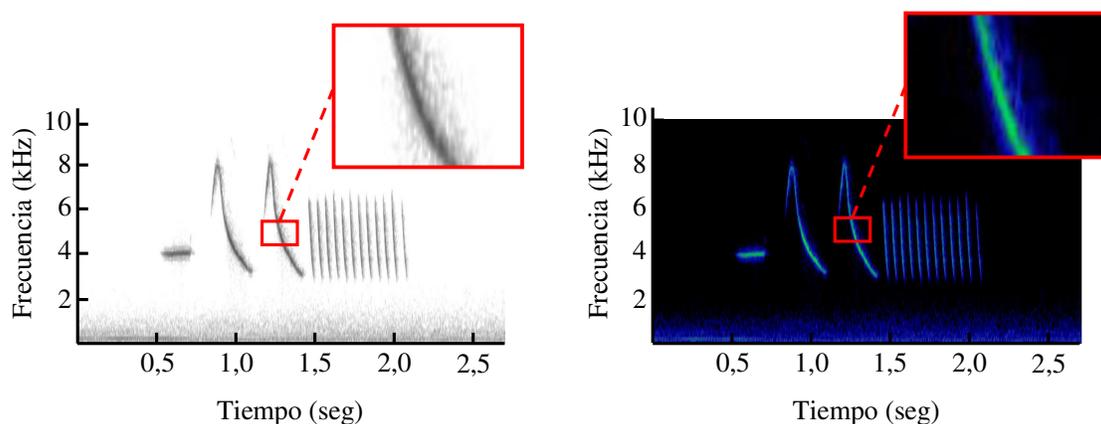


Figura 2.5 - Comparación de dos espectrogramas, obtenidos a partir de un canto grabado en el espol, utilizando distintas opciones de esquema de colores. En ambos casos el brillo y el contraste se mantuvieron al 50%, que es el valor que se utilizó en todos los análisis para estandarizar las condiciones de medición. Izquierda: escala de grises. Derecha: Cool. Nótese como la presencia de distintos colores en el esquema “Cool” permite visualizar mejor las notas e identificar más claramente el comienzo y el fin de cada una.

Se midieron las siguientes variables en el espectrograma: duración del tema (medida desde el principio de la primera nota hasta el final de la última), duración del trino (medida desde el punto medio de la primera nota hasta el punto medio de la última), duración del canto (medida desde el principio de la primera nota del tema hasta el final de la última nota del trino), número de notas del trino, intervalo de trino (medido como la duración del trino

dividida por el número de intervalos entre notas), frecuencia máxima del tema y el trino, frecuencia mínima del tema y el trino, y ancho de banda (medido como la frecuencia máxima menos la frecuencia mínima) del tema, el trino y el canto (Figura 2.6). Además, se midió la frecuencia enfatizada del tema y el trino a partir del espectro de potencia, para lo cual se obtuvo la frecuencia con mayor intensidad de señal usando la opción “Max Frequency”. En total se midieron 14 variables, correspondiendo cinco de ellas a la estructura temporal de la señal (las cinco primeras enumeradas arriba) y las nueve restantes a la frecuencia.

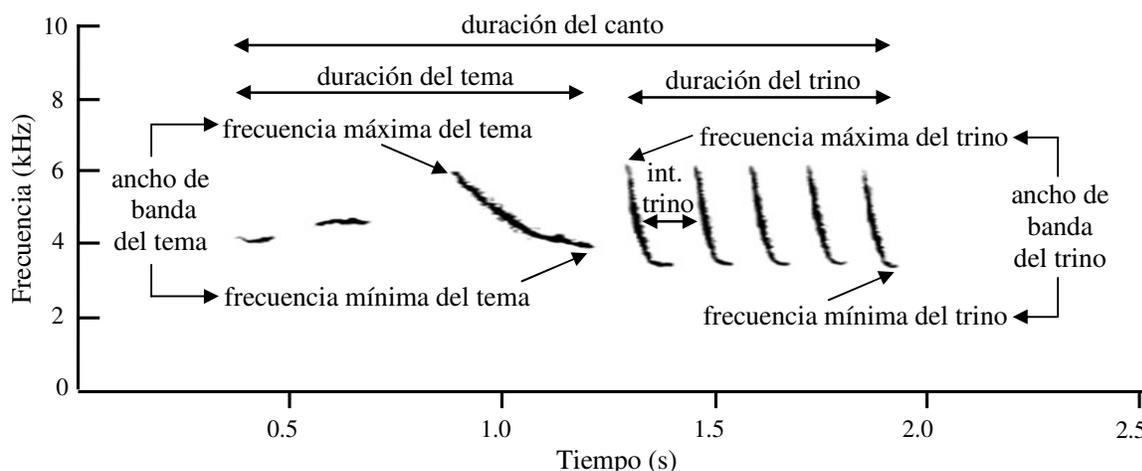


Figura 2.6 - Espectrograma de un canto típico de chingolo en donde se indican las variables medidas. Además de las variables mostradas en el esquema, se midió el ancho de banda del canto como la diferencia entre la frecuencia máxima y mínima del canto (obtenidas en base a las mediciones de frecuencia del tema y el trino), se determinó el número de notas del trino contándolo en el espectrograma (cinco en este ejemplo) y se midieron las frecuencias enfatizadas del tema y el trino a partir del espectro de potencia usando la opción “Max Frequency”.

2.2.4 - Análisis estadístico

El análisis estadístico tuvo tres etapas. En primer lugar se realizó un análisis de varianza multivariado (MANOVA), que permitió evaluar si los cantos difirieron significativamente entre los ambientes a través del uso de una variable compuesta que es el resultado de la combinación de las variables originales. Luego se analizó cuáles de las variables originales difirieron significativamente entre los ambientes realizando un análisis de varianza (ANOVA) para cada una de ellas. Dado que el análisis incluyó 14 variables, se utilizó en esta etapa la corrección secuencial de Bonferroni (Rice 1989). Por último, se realizaron contrastes de Scheffé en aquellas variables que difirieron significativamente entre los ambientes. En esta etapa se analizaron: 1) las diferencias entre los cantos de los ambientes originales (espinal y

estepa) para estudiar el patrón original de dialectos en los alrededores de la laguna, y 2) las diferencias entre los cantos del área transformada y cada uno de los ambientes originales.

Las variables fueron log-transformadas para cumplir con los supuestos del MANOVA y el ANOVA (Tabachnick & Fidell 1996). Todos los análisis estadísticos fueron a dos colas y se realizaron utilizando el programa Statistica version 6 (StatSoft 2001).

2.2.5 - Resultados

Los cantos de tres individuos carecían de trino y no fueron incluidos en el conjunto de datos. Por lo tanto, los análisis se basaron en cantos de 147 chingolos, 73 de los cuales fueron grabados en el espinal, 49 en la estepa y 25 en el área transformada (ver Figura 2.4).

La variable compuesta generada por el MANOVA mostró que los dialectos difieren significativamente entre los tres ambientes ($p < 0,001$), lo que es consistente con la existencia de una asociación entre la estructura del canto y el ambiente en esta especie en la mayor parte de las regiones de Argentina estudiadas hasta el presente.

La estadística descriptiva (promedio \pm desvío estándar) de las variables de canto originales se muestra en la Tabla 2.1. El estudio de dichas variables a través de ANOVAs univariados

Variable	espinal	estepa	área transformada
Duración del canto (ms)	1701 \pm 212	1622 \pm 171	1602 \pm 261
Duración del tema (ms)	1081 \pm 202	880 \pm 129	913 \pm 183
Duración del trino (ms)	510 \pm 165	600 \pm 172	571 \pm 171
Número de notas en el trino	8.6 \pm 3.6	5.8 \pm 1.6	7.5 \pm 2.3
Intervalo de trino (ms)	75 \pm 21	130 \pm 16	90 \pm 17
Frecuencia máxima del tema (Hz)	5771 \pm 520	6147 \pm 460	5532 \pm 420
Frecuencia máxima del trino (Hz)	6671 \pm 394	6804 \pm 323	6413 \pm 423
Frecuencia mínima del tema (Hz)	2867 \pm 149	3048 \pm 300	2782 \pm 272
Frecuencia mínima del trino (Hz)	2706 \pm 315	2694 \pm 90	2646 \pm 239
Frecuencia enfatizada del tema (Hz)	4269 \pm 379	4330 \pm 359	4072 \pm 392
Frecuencia enfatizada del trino (Hz)	4152 \pm 574	4182 \pm 567	3941 \pm 557
Ancho de banda del canto (Hz)	4062 \pm 466	4136 \pm 339	3836 \pm 379
Ancho de banda del tema (Hz)	2904 \pm 533	3098 \pm 450	2750 \pm 407
Ancho de banda del trino (Hz)	3965 \pm 553	4110 \pm 326	3766 \pm 375

Tabla 2.1: Estadística descriptiva (promedio \pm desvío estándar) de las variables del canto en cada uno de los tres ambientes presentes en los alrededores de la laguna de Guatraché.

mostró que siete de las 14 difirieron significativamente entre los tres ambientes (Tabla 2.2). Tres de estas variables corresponden a la estructura temporal: el intervalo de trino, el número de notas en el trino y la duración del tema. Las cuatro variables restantes corresponden a las frecuencias: las frecuencias mínima y máxima del tema, el ancho de banda del tema y la frecuencia máxima del trino. Las comparaciones entre pares de ambientes se realizaron por lo tanto para estas siete variables.

Al comparar los ambientes originales a través de los contrastes de Scheffé, se vio que cinco de las siete variables presentaron diferencias significativas entre el espinal y la estepa (Tabla 2.3). En relación a la estructura temporal, el intervalo de trino fue menor en el espinal que en la estepa (Tablas 2.1 y 2.3, Figura 2.7), lo que contrasta con el patrón encontrado usualmente en el chingolo. Los cantos además tuvieron más notas en el trino y temas más largos en el espinal que en la estepa (Tablas 2.1 y 2.3). En relación a las frecuencias, los cantos del espinal tuvieron menores frecuencias máximas y mínimas en el tema que los de la estepa.

Los cantos de los ambientes originales y los del área transformada también mostraron diferencias significativas. En relación a la estructura temporal, el intervalo de trino de los cantos grabados en el área transformada fue significativamente diferente a los intervalos de

Variable	<i>F</i>	<i>p</i>
Duración del canto	3,2	0,04
Duración del tema	19,1	< 0,001
Duración del trino	4,5	0,01
Número de notas en el trino	16,9	< 0,001
Intervalo de trino	72,1	< 0,001
Frecuencia máxima del tema	17,0	< 0,001
Frecuencia máxima del trino	9,0	< 0,001
Frecuencia mínima del tema	13,0	< 0,001
Frecuencia mínima del trino	1,0	0,56
Frecuencia enfatizada del tema	4,0	0,02
Frecuencia enfatizada del trino	1,6	0,21
Ancho de banda del canto	4,8	0,01
Ancho de banda del tema	5,6	0,004
Ancho de banda del trino	4,4	0,01

Tabla 2.2: Resultados de los ANOVAs univariados realizados sobre las variables del canto. Las diferencias que resultaron significativas considerando la corrección secuencial de Bonferroni están resaltadas.

Variable	espinal vs. estepa <i>p</i>	área transformada vs. espinal <i>p</i>	área transformada vs. estepa <i>p</i>
Duración del tema	< 0,001	< 0,001	0,83
Número de notas en el trino	< 0,001	0,45	0,008
Intervalo de trino	< 0,001	< 0,001	0,002
Frecuencia máxima del tema	< 0,001	0,08	< 0,001
Frecuencia máxima del trino	0,15	0,01	< 0,001
Frecuencia mínima del tema	< 0,001	0,21	< 0,001
Ancho de banda del tema	0,05	0,38	0,008

Tabla 2.3: Resultados de los contrastes de Scheffé realizados para las siete variables que difirieron significativamente entre los ambientes de acuerdo a los ANOVAs univariados. Las diferencias significativas están resaltadas.

trino tanto del espinal como de la estepa, siendo intermedio en el área transformada en relación a los ambientes originales (Tablas 2.1 y 2.3). Los cantos del área transformada además tuvieron temas más largos que los cantos del espinal y más notas en el trino que los cantos de la estepa (Tablas 2.1 y 2.3). Si bien estas fueron las únicas diferencias significativas de acuerdo a los contrastes de Scheffé, cuatro de las cinco variables relacionadas con la

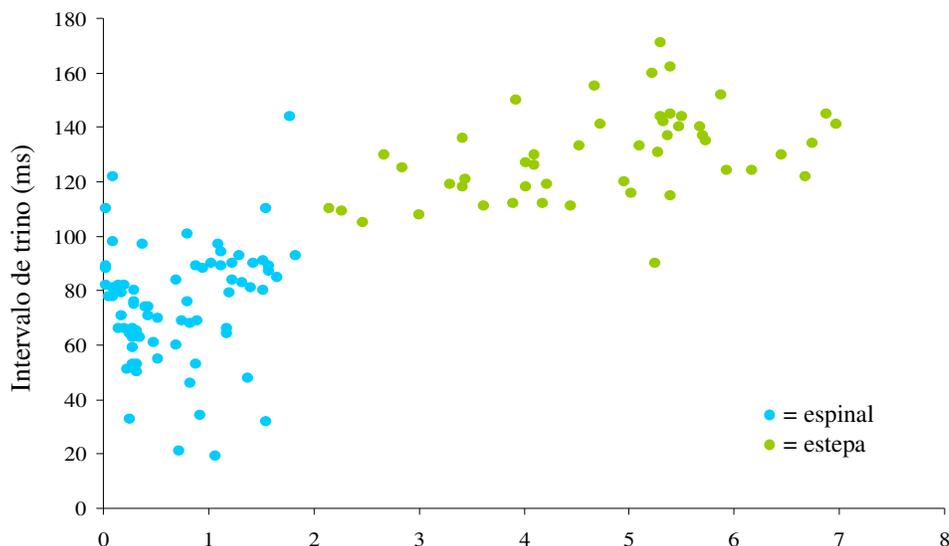


Figura 2.7 - Intervalo de trino en relación a la distancia a la laguna en los dos ambientes originales presentes en los alrededores de la laguna de Guatraché. El intervalo de trino en el espinal fue menor que en la estepa, lo cual constituye un patrón invertido en relación al encontrado generalmente en esta especie.

estructura temporal del canto fueron intermedias en el área transformada en comparación con los ambientes originales (Tabla 2.1). Por otro lado, contrariamente a lo que se podría esperar, las frecuencias del canto no fueron intermedias en el área transformada, sino que en cambio fueron menores que en ambos ambientes originales. De hecho, todas las variables de frecuencia fueron menores en el área transformada que en la estepa y el espinal (Tabla 2.1) y varias de estas diferencias fueron significativas: las frecuencias mínima y máxima del tema, el ancho de banda del tema y la frecuencia máxima del trino fueron significativamente menores en el área transformada que en la estepa, y la frecuencia máxima del trino también fue significativamente menor en el área transformada que en el espinal (Tablas 2.1 y 2.3).

2.2.6 - Discusión

Los dialectos de chingolo difirieron significativamente entre los ambientes del área de la laguna de Guatraché cuando todas las variables del canto fueron consideradas en su conjunto. Este resultado es consistente con la extensivamente documentada asociación entre la estructura del canto y el ambiente en esta especie (Nottebohm 1969, 1975, Handford 1988, Tubaro et al. 1993, Tubaro & Segura 1994, Kopuchian et al. 2004). Los análisis de cada una de las variables del canto por separado mostraron que varias de ellas difirieron significativamente entre ambientes. Estas diferencias y sus implicancias se discuten a continuación.

En primer lugar, se encontró un claro patrón de asociación entre la estructura temporal del canto y los ambientes originales. Este patrón, caracterizado por la presencia de menores intervalos entre las notas del trino en el espinal que en la estepa, está invertido en relación al patrón esperado de acuerdo a las predicciones de la hipótesis de adaptación acústica (Wiley & Richards 1978, 1982, Richards & Wiley 1980, Brown & Handford 1996, 2000) y a los resultados de la mayoría de los estudios realizados hasta el momento tanto en esta especie (Nottebohm 1969, 1975, Handford 1981, 1988, Loughheed et al. 1989, Tubaro et al. 1993, Kopuchian et al. 2004) como en otros grupos de aves (Wiley 1991, Badyaev & Leaf 1997). Sin embargo, este patrón es consistente con el encontrado previamente en la cercana laguna de Chasicó, que posee la misma transición ambiental (Tubaro & Segura 1994). Esto sugiere que este podría ser el patrón general de asociación entre los dialectos de chingolo y el ambiente en la región que comprende el sur de la Provincia de Buenos Aires y el sudeste de la Provincia de La Pampa. De hecho, los promedios de intervalos de trino fueron muy similares

en ambas áreas: 74 ms en la laguna de Guatraché y 71 ms en la de Chasicó en el espinal, y 130 ms en el área de Guatraché y 140 ms en la de Chasicó en la estepa.

El patrón de asociación invertido entre los dialectos y el ambiente en esta región es una consecuencia de la presencia de intervalos de trino inusualmente largos en la estepa e intervalos de trino inusualmente cortos en el espinal. De hecho, los intervalos registrados en el espinal están alrededor del extremo inferior del rango encontrado en Argentina para ambientes cerrados (75–280 ms; Nottebohm 1975) y los de la estepa están fuera del rango encontrado en Argentina para ambientes abiertos (20–110 ms, sin considerar los intervalos de trino particularmente largos presentes en algunas regiones muy áridas; Nottebohm 1975, Handford 1981, 1988). La existencia de estas estructuras de canto inusuales y la consiguiente inversión del patrón puede tener dos explicaciones alternativas.

Por un lado, podría ocurrir que ciertas características particulares de esta región hagan que las fuentes de degradación sean diferentes de las habituales, introduciendo modificaciones distintas en el canto en relación a las que suelen encontrarse en otras áreas, y por lo tanto promoviendo que los patrones de asociación entre la estructura del canto y el ambiente también difieran de lo esperado. En este sentido, en su estudio del área vecina de la laguna de Chasicó, Tubaro y Segura (1994) sugirieron que la presencia de una menor densidad de chingolos en la estepa que en el espinal y la presencia de fuertes vientos en la estepa de esta región podrían ser responsables de los largos intervalos de trino encontrados en el ambiente abierto. La densidad de individuos determina la distancia que debe recorrer la señal acústica entre el emisor y los potenciales receptores, y por lo tanto influye sin dudas en el nivel de degradación sufrido por la señal. Sin embargo, en teoría la baja densidad de individuos debería afectar principalmente la frecuencia de las vocalizaciones, dado que frecuencias más bajas pueden recorrer mayores distancias y deberían por lo tanto ser favorecidas en áreas con pocos individuos (Nottebohm 1985). Por lo tanto, sería difícil explicar la presencia de trinos muy separados en la estepa de esta región en base a la baja densidad de individuos. En cambio, si la degradación impuesta por vientos fuertes pudiera ser reducida por un aumento en el intervalo entre notas, la presencia de los vientos intensos característicos de la región del sur de la Provincia de Buenos Aires y el sudeste de la Provincia de La Pampa podría explicar los intervalos de trino largos encontrados en la estepa

Por otro lado, podría ocurrir que en esta región los cantos no estén adaptados para minimizar la degradación sufrida al atravesar el ambiente. De ser así, sería necesario pensar en

explicaciones alternativas para comprender la existencia de una asociación entre la estructura del canto y el ambiente que no obedezca a dicha adaptación. Tal como se mencionó en el capítulo anterior (sección 1.3), las hipótesis alternativas que han sido planteadas en el pasado carecen de sustento tanto teórico como empírico (estas hipótesis incluyen el posible rol de los dialectos como una barrera al flujo génico entre poblaciones dialectales y la presencia de diferencias morfológicas entre los chingolos de distintos ambientes). Sin embargo, hay dos cuestiones que deben tenerse en cuenta en particular en esta región. En primer lugar, la asociación entre los dialectos y el ambiente en esta especie ha sido estudiada principalmente en las regiones templadas de la Argentina, incluyendo el noroeste, centro y este del país (Nottebohm 1969, 1975, Handford 1981, 1988, Loughheed et al. 1989, Handford & Loughheed 1991, Tubaro et al. 1993, Tubaro & Segura 1994, Kopuchian 2004). Sin embargo, estudios recientes no publicados que se han llevado a cabo en la Patagonia han confirmado observaciones previas que muestran que al menos en algunas áreas del sur de la Argentina esta asociación no está presente (P. Edelaar, comunicación personal). Debido a su ubicación, la región del sur de la Provincia de Buenos Aires y el sudeste de la Provincia de La Pampa puede considerarse como una zona de transición entre las regiones en las cuales la asociación entre los dialectos y el ambiente es clara y sigue los patrones esperados y aquellas en las cuales dicha asociación puede no estar presente. Por lo tanto, podría ocurrir que en esta región haya diferencias en la conducta vocal de los chingolos en relación a lo que ocurre en las zonas más al norte de Argentina. En segundo lugar, análisis filogeográficos del chingolo a nivel continental que han sido realizados recientemente, y de los cuales ha participado nuestro grupo de trabajo, han mostrado que en la región del sur de la Provincia de Buenos Aires y el sudeste de la Provincia de La Pampa convergen los dos linajes más ancestrales de esta especie (estos análisis aún no han sido publicados). Como consecuencia de esto los chingolos de esta región podrían presentar una gran variabilidad genética. Si bien no está claro como esto puede afectar la conducta vocal o las características de los dialectos, es sin dudas una particularidad de esta región que debe tenerse en cuenta a la hora de plantear hipótesis alternativas sobre la asociación entre el canto y el ambiente en esta especie.

En cuanto a las frecuencias, las diferencias entre los ambientes originales estuvieron restringidas al tema, que tuvo menores frecuencias máximas y mínimas en el espinal que en la estepa. Este es el primer estudio de esta especie que muestra diferencias en la frecuencia del tema entre dialectos vecinos. En todos los análisis previos, las diferencias estuvieron restringidas al trino (o se reportaron las frecuencias del canto completo y por lo tanto no se

puede identificar en qué parte del mismo se encontraban dichas diferencias). En este sentido, este resultado contribuye a la evidencia creciente que muestra lo diversa que es la asociación entre la frecuencia del canto y el ambiente en esta especie.

Además de la comparación entre los ambientes originales, se analizó el canto en el área transformada con el objetivo de estudiar los posibles cambios sufridos por el mismo luego de la modificación del ambiente. En primer lugar, la comparación entre los ambientes originales y el área transformada mostró que la estructura temporal fue intermedia en esta última (75 ms en promedio en el espinal, 130 ms en la estepa y 90 ms en el área transformada). Esto es lo que se esperaría si la estructura del canto en el área transformada hubiese correspondido originalmente a la del dialecto del espinal y estuviese cambiando como resultado de las condiciones acústicas de un ambiente que actualmente es abierto. Si bien esta parecería ser la explicación más probable, no se puede descartar que la estructura temporal en los cantos del área transformada haya sido siempre intermedia entre las estructuras de los cantos de la estepa y del resto del espinal, dado que dicha área originalmente correspondía al borde del espinal que estaba en contacto con la estepa. Esta segunda opción, de todos modos, implicaría la presencia de un patrón clinal de variación del canto en esta área, dado que plantea que originalmente dentro del espinal la estructura del canto era más parecida a la de la estepa en el extremo en contacto con la misma que en el resto del espinal. Sin embargo, patrones de variación clinal del canto han sido encontrados en esta especie en áreas con ecotonos entre ambientes, como por ejemplo en Magdalena (Kopuchian et al. 2004, ver descripción en mayor detalle en la sección anterior de este capítulo), mientras que en el área de la laguna de Guatraché el ecotono es prácticamente inexistente porque la elevación del terreno determina la vegetación y como consecuencia la transición entre ambientes es abrupta. El hecho de que Tubaro y Segura (1994) no hayan encontrado un patrón clinal en su estudio del área ecológicamente similar que rodea a la laguna de Chasicó es consistente con esta idea, particularmente porque los cantos de los individuos grabados cerca del borde entre ambientes no poseían estructuras intermedias. Por lo tanto, se puede concluir que si bien la ausencia de grabaciones previas a la transformación del ambiente no permite comprobar fehacientemente que la estructura temporal del canto haya cambiado (o esté cambiando), la evidencia sugiere que esto es lo que ha ocurrido (o está ocurriendo).

En relación a las frecuencias del canto, las mismas fueron menores en el área transformada que en ambos ambientes originales, tanto en el tema como en el trino. Este patrón sugiere que

las frecuencias habrían cambiado luego de la transformación del ambiente, ya que el mismo sería difícil de explicar en base a la localización original del área transformada. De todas maneras, si bien todas las variables de frecuencia y el ancho de banda fueron menores en el área transformada que en los ambientes originales, solamente la frecuencia máxima del trino fue significativamente menor en el área transformada que en el espinal. Por lo tanto, futuros estudios en Guatraché deberán incluir más individuos para confirmar una disminución generalizada de las frecuencias en el área transformada.

2.3 - Conclusiones sobre la asociación entre la estructura de los dialectos y el ambiente en ambas áreas: etapas siguientes del estudio

En ambas áreas de estudio hay un muy claro patrón de asociación entre la estructura de los dialectos de canto del chingolo y el ambiente (Figura 2.8). En el caso de Magdalena, este patrón se caracteriza por la presencia de mayores intervalos de trino en el ambiente cerrado (talar) que en los ambientes abiertos (estepa y bañado), lo que coincide con el patrón encontrado en la mayor parte de las regiones estudiadas en esta especie y con las predicciones de la hipótesis de adaptación acústica. En los alrededores de la laguna de Guatraché, en cambio, los intervalos de trino son mayores en el ambiente abierto (estepa) que en el cerrado (espinal), lo que constituye un patrón invertido en relación a lo que usualmente se encuentra en esta especie y también en relación a lo que predice la teoría acústica. El estudio en profundidad de estas áreas que poseen claras diferencias de asociación entre la estructura del canto y el ambiente, y su posterior comparación, constituye una excelente oportunidad para evaluar la hipótesis de adaptación acústica y su aplicabilidad y generalidad como explicación para la existencia de dialectos asociados al ambiente en el chingolo.

En el caso de Magdalena, más allá de que el patrón de asociación entre la estructura del canto y el ambiente coincida con lo esperado de acuerdo a la hipótesis de adaptación acústica, para postular que dicha asociación se debe efectivamente a una adaptación de los cantos al ambiente es fundamental poder probar, tal como se mencionó en el capítulo anterior, que la degradación sufrida por la señal depende del ambiente que atraviesa, que cada dialecto posee la estructura óptima para propagarse a distancia en su ambiente nativo, y que la degradación afecta de manera negativa a la comunicación.

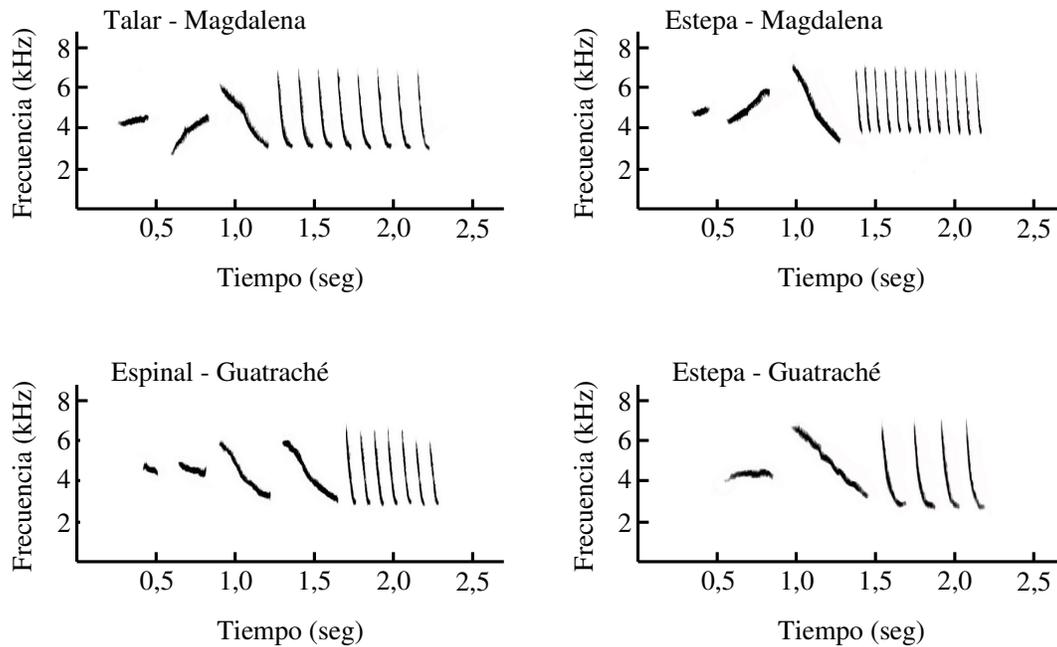


Figura 2.8 - Cantos representativos de los dialectos de chingolo presentes en los cuatro tipos de ambientes de las áreas de estudio elegidas. Arriba izquierda: canto típico del dialecto de talar (ambiente cerrado) en Magdalena. Arriba derecha: canto representativo del dialecto de estepa (ambiente abierto) en Magdalena. Abajo izquierda: canto típico del dialecto de espinal (ambiente cerrado) en Guatraché. Abajo derecha: canto representativo del dialecto de estepa (ambiente abierto) en Guatraché. Nótese que en el caso de Magdalena el patrón de asociación entre el intervalo de trino y el ambiente es el más comúnmente encontrado en esta especie, siendo dicho intervalo mayor en el ambiente abierto (talar) que en el cerrado (estepa). En Guatraché, en cambio, el patrón está invertido, siendo el intervalo de trino mayor en el ambiente abierto (estepa) que en el cerrado (espinal).

En el caso de Guatraché, en cambio, dado que el patrón de asociación entre los dialectos y el ambiente es el opuesto al esperado de acuerdo a la hipótesis de adaptación acústica, se debe analizar si lo que ocurre es que los cantos no están adaptados para minimizar la degradación al atravesar el ambiente, o si en realidad sí lo están pero como consecuencia de las características particulares de la región (como por ejemplo los vientos intensos) las fuentes de degradación del canto son distintas a las habituales y por lo tanto los patrones de asociación entre la estructura del canto y el ambiente también difieren de lo esperado. Para discernir entre estas dos opciones se deben estudiar los mismos puntos mencionados para el caso de Magdalena, es decir cómo se degradan los cantos al atravesar el ambiente y cómo dicha degradación afecta a la comunicación.

Los dos capítulos siguientes se centran justamente en los experimentos realizados en ambas áreas de estudio en los cuales se han puesto a prueba los puntos anteriores.

CAPÍTULO 3: DEGRADACIÓN DE LAS SEÑALES ACÚSTICAS AL ATRAVESAR EL AMBIENTE

3.1 - Introducción

La explicación de la existencia de dialectos asociados al ambiente en el chingolo basada en su adaptación para minimizar la degradación en su ambiente nativo solamente tiene sentido si los distintos tipos de ambientes que habita esta especie imponen a sus cantos diferentes tipos y/o magnitudes de degradación. Esta es una condición obvia, ya que la estructura óptima para la comunicación a distancia sería la misma en todos los ambientes si esto no ocurriese. Diversos estudios han mostrado que efectivamente diferentes ambientes imponen distintos tipos de degradación en una señal acústica que los atraviesa (Wiley & Richards 1978, 1982, Richards & Wiley 1980). En los ambientes cerrados, tales como bosques y selvas, el sonido no solamente llega al receptor de manera directa, sino que también llega luego de haber rebotado en las hojas, ramas y troncos de la vegetación. Como resultado, se produce una “cola” a continuación de cada una de las notas del canto, ya que el sonido que llega a un punto dado del espacio luego de haber rebotado en alguna de las estructuras mencionadas recorre una distancia mayor que aquel que llega de manera directa, y por lo tanto tarda más en llegar. Este tipo de degradación es lo que se conoce como reverberación o eco. En zonas abiertas, como por ejemplo pastizales y estepas, en cambio, la degradación sufrida por la señal se debe a la existencia de celdas de aire en movimiento, que pueden poseer diferente velocidad, temperatura y humedad. El resultado es que al atravesar la señal dichas celdas, distintas porciones de la misma sufren niveles muy distintos de atenuación, pudiendo algunas de ellas llegar al receptor con una intensidad tan baja que pueden incluso resultar prácticamente imperceptibles. Esto se conoce como fluctuaciones irregulares de amplitud.

Estos postulados sobre los tipos de degradación que sufre una señal al atravesar el ambiente son sumamente generales y muy pocos estudios han puesto a prueba estas predicciones mediante la comparación experimental de la degradación sufrida por señales acústicas en diferentes ambientes particulares (Morton 1975, Brown & Handford 2000, Balsby et al. 2003). Incluso más escasos son los estudios realizados utilizando vocalizaciones reales de aves, ya que en algunos casos (por ejemplo Brown & Handford 2000) se han usado señales generadas por computadora, que si bien son más simples y por lo tanto permiten un análisis e interpretación más sencilla de los resultados, no representan necesariamente lo que ocurre con

los cantos reales. Por otro lado, estas descripciones del tipo de degradación sufrida por las señales acústicas diferencian el ambiente únicamente entre abierto y cerrado. Sin embargo, está claro que en realidad existen muchas diferencias entre distintos ambientes cerrados, incluyendo el tipo y la densidad de la vegetación, así como notorias diferencias entre ambientes abiertos, como por ejemplo la intensidad del viento y la altura o características de la vegetación herbácea. Aún cuando en estudios relativamente recientes se han comparado los patrones de degradación en diferentes sitios o alturas de un dado ambiente (Dabelsteen et al. 1993, Nemeth et al. 2001, Balsby et al. 2003), muy poco se conoce sobre los posibles efectos de diferencias entre los distintos ambientes de un mismo tipo. En particular, si bien el chingolo es la especie paradigmática para el estudio de la hipótesis de adaptación acústica y la que muestra resultados más concluyentes en relación a la asociación entre la estructura del canto y el ambiente, no se han realizado nunca estudios con cantos reales de esta especie para analizar la degradación que sufren al atravesar el ambiente.

Los mismos estudios que han descrito los tipos de degradación a los que se exponen los cantos al atravesar ambientes abiertos y cerrados han analizado qué tipo de estructura minimizaría la degradación en cada uno de ellos (Richards & Wiley 1980, Wiley & Richards 1982, Wiley 1991). En ambientes cerrados, el diseño óptimo consistiría en la presencia de notas largas de lenta modulación de frecuencia con una considerable separación temporal, ya que la cola generada por el eco produce una superposición de las notas poco distanciadas. En ambientes abiertos, en cambio, los cantos deberían estar compuestos por notas breves con una alta tasa de repetición y poseer cierto grado de redundancia, ya que de esta manera aumenta la probabilidad de que el receptor pueda recibir la información de la señal en base a la porción distinguible de la misma, aún si una parte del canto le resulta imperceptible por las fluctuaciones irregulares de amplitud.

Diversos estudios en los que se compararon cantos de aves de ambientes abiertos y cerrados han mostrado un patrón consistente con una adaptación del canto para minimizar la degradación, ya que la estructura de los cantos suele ser consistente con el diseño que debería tener para ello la señal en cada uno de estos dos tipos de ambientes. Dichos estudios han sido realizados tanto comparando las estructuras del canto de distintas especies que difieren en el tipo de ambiente que habitan (Anderson & Conner 1985, Wiley 1991, Badyaev & Leaf 1997, Tubaro & Lijtmaer 2006) como analizando cantos de distintos individuos de una misma especie que se encuentran en diferentes ambientes (*Parus major*, Hunter & Krebs 1979;

Zonotrichia albicollis, Wasserman 1979; *Thryothorus ludovicianus*, Gish & Morton 1981; *Piranga rubra* y *P. olivacea*, Shy 1983; *Zonotrichia capensis*, Nottebohm 1975, Handford 1981, 1988, Loughheed et al. 1989, Handford & Loughheed 1991, Tubaro et al. 1993, Kopuchian et al. 2004).

De todas maneras, tal como ha ocurrido con el análisis del tipo de degradación impuesta por el ambiente, estos estudios sobre la comparación de la estructura del canto se han centrado principalmente en la comparación entre ambientes abiertos y cerrados de manera muy general, pero casi no se ha estudiado cuál debería ser la estructura que minimice la degradación teniendo en cuenta ambientes particulares o considerando las diferencias que podría haber entre distintos ambientes de un mismo tipo. De hecho, prácticamente no existen estudios que muestren de manera empírica o experimental que efectivamente en un dado ambiente los cantos que se utilizan son más eficientes para la comunicación a distancia que otras posibles estructuras que podría producir el individuo que está cantando. Probablemente la razón de ello sea que demostrar esto es relativamente complicado. En primer lugar, es complejo definir cuáles deberían ser las estructuras del canto alternativas contra las cuales se debe comparar el canto que efectivamente produce el individuo. En segundo lugar, es complicado demostrar experimentalmente, en contraposición a hacerlo de manera teórica, que un dado canto es más eficiente para la comunicación a distancia que otro debido a que se degrada menos. Esto se debe por un lado a que es difícil analizar el grado de degradación sufrido por la señal desde una perspectiva que incluya su relevancia biológica y por el otro a que el grado de error presente en los experimentos a campo puede dificultar la detección de diferencias relativamente sutiles en la degradación de diferentes señales acústicas.

Teniendo en cuenta la escasez de estudios experimentales sobre la degradación sufrida por cantos reales de aves al atravesar el ambiente, y más específicamente que no se han realizado nunca este tipo de estudios en el chingolo, el objetivo principal de esta parte de la tesis fue analizar la degradación sufrida por los cantos de esta especie en los ambientes de las dos áreas de estudio. Esto permitió comparar por un lado la degradación impuesta por los ambientes abiertos y cerrados, y por el otro el resultado obtenido en cada una de las áreas. Esto último es particularmente interesante dado que una de las áreas presenta el patrón tradicional de asociación entre la estructura de los dialectos y el ambiente, y la otra presenta un patrón invertido. Para llevar a cabo este objetivo se realizaron experimentos de transmisión y grabación de cantos reales de chingolo.

Por otro lado, se analizó también a partir de los mismos experimentos si en cada uno de los ambientes de ambas áreas la estructura de los cantos utilizados por los chingolos se degrada menos que otras estructuras posibles. El hecho de estar realizando un estudio intraespecífico facilita este tipo de análisis, ya que como se comentó anteriormente uno de los problemas que existen es definir cuáles deben ser las estructuras alternativas contra las que se debe comparar el canto utilizado en un dado ambiente, y en este caso se puede realizar la comparación con las estructuras del canto utilizadas por la especie en otros ambientes del área de estudio. Esto nos asegura que se compara el canto utilizado por los individuos en un dado ambiente con vocalizaciones que el individuo podría realizar y no con estructuras aleatorias que podrían incluso ser más eficientes pero imposibles de producir para la especie que se está estudiando.

3.2 - Metodología

3.2.1 - Elección de los sitios para la realización de los experimentos de transmisión

Los experimentos de transmisión se llevaron a cabo en los ambientes abiertos y cerrados de ambas áreas de estudio. Como ambiente abierto en Magdalena se utilizó la estepa, dado que tiene una mayor extensión que el bañado y es el ambiente de vegetación herbácea más típico de la zona. Por lo tanto, los experimentos se realizaron en el talar y la estepa en Magdalena y en el espinal y la estepa en Guatraché. En cada uno de estos ambientes se llevaron a cabo las transmisiones en cinco sitios diferentes con el fin de evitar que el análisis estuviese sesgado por la elección de un único sitio ante la posible variabilidad dentro de cada ambiente. Todos los sitios correspondieron a las zonas más representativas de cada uno de los ambientes desde el punto de vista de la vegetación presente. En el caso de los ambientes cerrados, tanto en el talar como en el espinal se consideraron únicamente zonas que no hubiesen sufrido transformaciones por la actividad humana, no incluyendo como apropiados al área transformada en Guatraché (ver la sección 2.2 del capítulo 2) ni a los puntos tanto en Guatraché como en Magdalena en donde la vegetación nativa fue reemplazada por vegetación alternativa o talada para la construcción de facilidades para el turismo o la realización de prácticas agrícola-ganaderas. En el caso de los ambientes abiertos, es decir en la estepa en ambas áreas, prácticamente toda la extensión del ambiente es utilizada actualmente en actividades ganaderas o agrícolas. Dado que las zonas utilizadas para pastoreo de ganado mantienen una vegetación mucho más similar a la nativa que las zonas agrícolas (en donde la

vegetación ha sido reemplazada por cultivos), solamente se consideraron sitios dentro de las zonas utilizadas para ganadería.

En el caso de Magdalena, debido al carácter clinal de la asociación entre la estructura del canto y el ambiente (ver la sección 2.1 del capítulo 2), se restringieron las posibles localizaciones de los sitios a las zonas de cada ambiente en donde además de estar presente la vegetación característica del mismo, los cantos utilizados por los chingolos correspondiesen al dialecto típico del ambiente, sin que hubiese una posible influencia de la cercanía con el borde del ambiente contiguo. Para ello, se tuvieron en cuenta tanto fotografías aéreas de la distribución de los ambientes como los resultados de los estudios previos del patrón de dialectos. Se consideró de este modo como zona típica del talar a aquella entre 1 y 2 km de distancia al Río de la Plata y como zona típica de la estepa a aquella entre 4 y 6,5 km de distancia de dicho río (ver Figuras 2.1 y 2.2, págs 24 y 25 respectivamente). Por lo tanto, las posiciones exactas de los cinco sitios utilizados en cada ambiente de esta área se eligieron al azar dentro de dicho rango de distancias al río, considerando únicamente las zonas no modificadas del talar y aquellas utilizadas para el pastoreo de ganado en la estepa.

En el caso de Guatraché el patrón de asociación entre los dialectos y el ambiente no es clinal (ver Figura 2.7, pág 34), y por lo tanto se consideraron como zonas típicas de cada ambiente a aquellas no modificadas por el hombre en el caso del espinal y a aquellas utilizadas para pastoreo en el caso de la estepa, pero sin restricciones con respecto a la distancia al borde dentro de cada ambiente. Las posiciones exactas de los cinco sitios de cada ambiente se eligieron al azar dentro de las zonas que figuran como espinal y estepa en el mapa esquemático de la Figura 2.4 (pág 29).

3.2.2 - Transmisión y re-grabación de cantos

Los experimentos de transmisión se realizaron en noviembre de 2004 en Magdalena y en diciembre del mismo año en Guatraché, y consistieron en la transmisión de cantos reales de chingolo y su re-grabación a diferentes distancias del parlante, con el objetivo de evaluar la magnitud y el tipo de degradación impuesta por cada ambiente. Las distancias de transmisión fueron 5, 25, 50 y 75 metros, las cuales son apropiadas teniendo en cuenta la extensión que tienen usualmente los territorios en esta especie (Miller & Miller 1968). En el caso de Magdalena, la dirección de transmisión fue paralela al río en ambos ambientes, ya que es esta

la dirección de las franjas de bosque en el talar y por lo tanto realizar las transmisiones de manera perpendicular al río resulta complicado porque algunas franjas tienen menos de 75 metros de ancho. En el caso de Guatraché, con el fin de estandarizar el diseño, la dirección de transmisión fue paralela a la laguna.

En los 10 sitios elegidos en cada área (cinco de cada ambiente) se realizó la misma transmisión, que consistió en la emisión de una serie de 10 cantos (cinco cantos de cada ambiente del área), repetido nueve veces cada uno. En cada ambiente se transmitieron entonces tanto cantos utilizados en dicho ambiente (nativos) como cantos del otro ambiente del área (no nativos), lo que permitió por un lado analizar la degradación impuesta por cada ambiente y por el otro comparar la degradación sufrida por los cantos nativos y no nativos. La transmisión se realizó cuatro veces en cada sitio para poder obtener las re-grabaciones de los cantos a las cuatro distancias mencionadas anteriormente. Este diseño implicó la transmisión de un total de 7.200 cantos de chingolo (cada uno de los 20 cantos elegidos fue transmitido en 10 sitios, se realizaron cuatro transmisiones en cada sitio y se incluyeron nueve copias de cada canto en cada transmisión).

Los cantos transmitidos fueron elegidos entre las grabaciones realizadas en los estudios de ambas áreas descritos en el capítulo 2, es decir entre las grabaciones obtenidas en los años 1987 y 2000 en el caso de Magdalena (Tubaro et al. 1993, Kopuchian et al. 2004) y en el año 2003 en el caso de Guatraché (parte de esta tesis). Se consideraron únicamente aquellos cantos que fueron grabados en las zonas adecuadas para la elección de los sitios. Dentro de éstos, se seleccionaron primero los cantos obtenidos mediante grabaciones de mejor calidad, es decir aquellas obtenidas relativamente cerca del individuo, que tuviesen poco ruido de fondo y que no tuviesen superposición con cantos de otras aves. Finalmente, dentro de este grupo de cantos se eligieron los cinco más representativos de cada ambiente, teniendo en cuenta tanto la estructura del tema como el intervalo de trino (el Apéndice 1 incluye las principales características de los cantos seleccionados y sus espectrogramas). El intervalo de trino fue en promedio 123 ms en los cantos elegidos del talar, 59 ms en los de la estepa de Magdalena, 68 ms en los del espinal y 129 ms en los de la estepa de Guatraché. Si se comparan estos valores con los intervalos de trino promedio de cada uno de los ambientes (95 ms en el talar, 69 ms en la estepa de Magdalena, 75 ms en el espinal y 130 ms en la estepa de Guatraché), se puede ver que en los cantos utilizados se mantuvo (e incluso aumentó) la diferencia existente en el intervalo de trino entre los cantos de los ambientes de cada área.

Esto es muy importante para poder realizar la comparación de la degradación sufrida por los cantos nativos y no nativos.

Todos los cantos elegidos fueron filtrados con el programa Raven 1.2 (Charif et al. 2004), eliminando las frecuencias menores a 2.000 Hz y mayores a 9.500 Hz. Esto permitió disminuir cierto ruido de fondo, como por ejemplo el producido por el viento, y eliminar los sonidos producidos por anfibios e insectos.

Para la transmisión de las vocalizaciones, las dos series de cantos (una correspondiente a cada área) fueron grabadas en CD. Dichas series se emitieron luego utilizando un discman Daihatsu D-CD75 conectado a un amplificador Pioneer GM-X302 (alimentado por una batería de motocicleta), que a su vez estaba conectado a un parlante JBL ubicado sobre un trípode a 1,8 metros de altura (Figura 3.1). El volumen del equipo de emisión fue el mismo en todos los casos. Como se mencionó más arriba, la re-grabación de las transmisiones se realizó a 5, 25, 50 y 75 metros de distancia. El equipo utilizado para la re-grabación consistió en un grabador Marantz PMD 222 conectado a un micrófono preamplificado direccional Senheiser ME66, que estuvo colocado en un trípode a 1,5 metros de altura (Figura 3.1). El volumen de grabación fue el máximo en las re-grabaciones realizadas a 25, 50 y 75 metros, pero fue menor (valor de entrada de sonido 8 en lugar de 10) en la re-grabación hecha a 5 metros, debido a que el volumen máximo saturaba la grabación. Las re-grabaciones se realizaron en todos los casos utilizando el mismo modelo de cassette (TDK MA 60). Por otro lado, dado que los vientos intensos constituyen uno de los factores que podría tener un rol importante en la degradación de los cantos de chingolo en Guatraché, también se colocó un anemómetro en un trípode junto al parlante para determinar la temperatura y la intensidad promedio del viento durante cada una de las transmisiones (Figura 3.1).

3.2.3 - Digitalización y análisis de los cantos re-grabados

Los cantos re-grabados se digitalizaron y analizaron utilizando el programa Raven 1.3 (Charif et al. 2007). La digitalización se realizó a una tasa de 22.050 Hz. Para los análisis se eligió, dentro de las nueve repeticiones de cada canto, aquella que tuviese menor nivel de perturbación por la superposición con cantos de otras aves o de otro chingolo. La superposición con cantos de otro chingolo fue particularmente común, ya que si el parlante era colocado dentro del territorio de un macho, éste respondía al canto emitido cantando y, en



Figura 3.1 - Equipo utilizado para realizar los experimentos de transmisión. Arriba: vista general del equipo, que incluye el equipo de emisión en el centro (el parlante sobre el trípode a una altura de 1,8 metros, conectado a un amplificador alimentado por una batería, que a su vez estaba conectado a un discman), el equipo de grabación en primer plano (el grabador en el suelo conectado al micrófono, que a su vez estaba colocado en un trípode a 1,5 metros de altura), y el anemómetro al fondo (también montado sobre un trípode). Abajo izquierda: detalle de parte del equipo de emisión. Abajo centro: detalle del parlante montado sobre el trípode. Abajo derecha: detalle del anemómetro montado sobre el trípode. Nótese la presencia de un individuo de chingolo en el trípode del parlante (abajo centro) y en el trípode del anemómetro (abajo derecha); esto se debe a que cuando los cantos eran transmitidos dentro del territorio de un macho, éste respondía cantando y, en algunos casos, aproximándose al parlante.

algunos casos, aproximándose al parlante (de hecho en la Figura 3.1 se puede observar en los detalles del parlante y el anemómetro la presencia de un chingolo que se acercó notoriamente al equipo de emisión como parte de su respuesta ante los cantos transmitidos dentro de su territorio). A partir de los cantos elegidos se realizaron los análisis que se describen en el resto de esta sección. Para todos estos análisis, que se realizaron sobre los espectrogramas, se utilizó la función de ventana “hamming”, un cuadro de 256 muestras, un ancho de banda de 112 Hz y la opción “Standard Gamma II” de esquema de colores, manteniéndose el brillo y el contraste en 50% en todos los casos para estandarizar las condiciones de medición. Se utilizó el esquema de colores “Standard Gamma II” en lugar de la escala de grises tradicional porque por un lado genera un mayor contraste entre las notas y el fondo y por el otro permite distinguir mejor entre porciones de distinta intensidad dentro de cada nota, ambas características muy importantes para la medición de las variables de degradación en los espectrogramas (Figura 3.2).

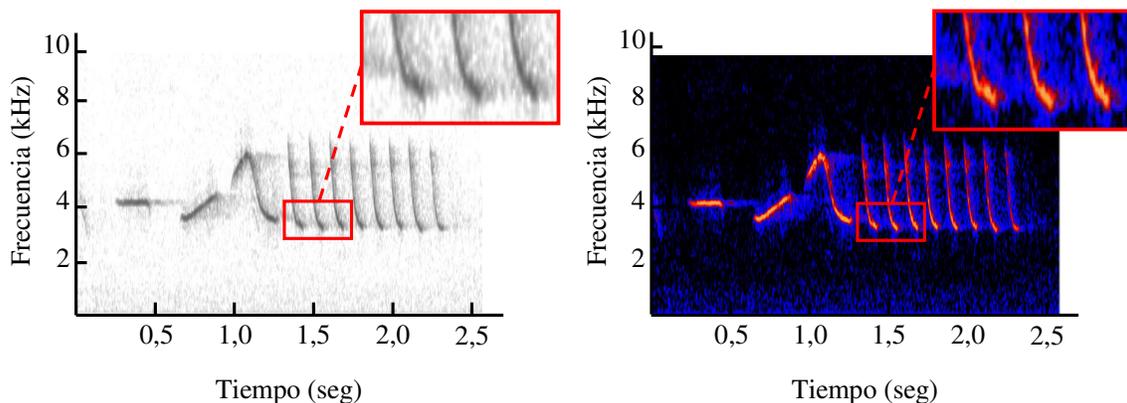


Figura 3.2 - Comparación de dos espectrogramas, obtenidos a partir de uno de los cantos grabados en el talar, utilizando distintas opciones de esquema de colores. En ambos casos el brillo y el contraste se mantuvieron al 50%, que es el valor que se utilizó en todos los análisis realizados sobre los espectrogramas para estandarizar las condiciones de medición. Izquierda: escala de grises. Derecha: Standard Gamma II. Nótese como el esquema de colores Standard Gamma II produce un mayor contraste entre la nota y el fondo, y permite además identificar los puntos de la nota con mayor intensidad.

En primer lugar se analizó la atenuación de los cantos entre su emisión y su re-grabación a cada una de las distancias. Para ello, se determinó la media cuadrática de la amplitud (o amplitud efectiva) de cada uno de los cantos originales y de cada uno de los cantos re-grabados. La media cuadrática de la amplitud de un canto (o una porción del mismo) es la raíz

cuadrada de la suma de cuadrados de las muestras temporales individuales de cada canto (o su porción) dividida por el número total de muestras:

$$\sqrt{\sum_{t=1}^n \frac{x_t^2}{n}}$$

donde n es el número de muestras temporales en el canto (o su porción) y x_t es la amplitud de la muestra t del canto. Dado que la energía de una señal varía en función del cuadrado de la amplitud, esta medida permite obtener la cantidad de energía presente en una señal compleja. De esta manera se determinó la energía presente en cada canto re-grabado y se la expresó como porcentaje de la energía contenida en el canto original, lo que permitió analizar el patrón de atenuación en función de la distancia recorrida por la señal. Es importante tener en cuenta que dicho patrón puede analizarse de manera cualitativa, pero que los valores absolutos de amplitud obtenidos a cada distancia de re-grabación no pueden ser comparados entre sí, ni tampoco con la amplitud del canto emitido. Esto se debe a varias cuestiones relacionadas con la metodología de emisión y re-grabación de las señales y con la medida de energía del canto utilizada. En primer lugar, el pasaje de la señal a través del equipo de emisión obviamente afecta su amplitud, y por lo tanto la comparación entre los valores absolutos de amplitud obtenidos en las re-grabaciones y la amplitud del canto original no refleja exactamente la diferencia existente con el canto emitido. Por otro lado, tal como se mencionó más arriba, el volumen de grabación fue diferente en las re-grabaciones realizadas a 5 metros del parlante y en aquellas realizadas a 25, 50 y 75 metros. Por último, la medición de la media cuadrática de la amplitud indica la energía que posee la señal, pero además incluye el componente de energía que tiene el ruido de fondo entre las notas. Si bien dicha energía es prácticamente despreciable con respecto a la de la señal, su influencia sobre la energía total aumenta al incrementarse la distancia recorrida, ya que la señal en sí se atenúa pero el ruido de fondo tiende a mantenerse relativamente constante. Se debe aclarar sin embargo que la comparación de la atenuación a cada una de las distancias entre los diferentes ambientes, que constituye el objetivo principal del análisis de la atenuación, no se ve afectada por ninguna de estas cuestiones. Para realizar dicha comparación se llevaron a cabo ANOVAs en cada una de las distancias, y en los casos en los cuales dicho análisis fue significativo se realizaron contrastes de Scheffé para determinar qué pares de ambientes presentaron diferencias.

Por otro lado, se analizaron los dos tipos de degradación que la teoría acústica postula como los principales responsables de la modificación de la estructura de los cantos al atravesar el ambiente: las fluctuaciones irregulares de amplitud y la reverberación. Ambos se analizaron tanto en los ambientes abiertos como en los cerrados de las dos áreas de estudio para poder por un lado establecer si las fluctuaciones irregulares de amplitud son mayores en los ambientes abiertos y la reverberación en los cerrados, y por otro lado comparar los resultados entre las dos áreas debido a sus diferencias en el patrón de asociación entre la estructura del canto y el ambiente.

Como se mencionó más arriba, las fluctuaciones irregulares de amplitud consisten en variaciones de intensidad dentro de un mismo canto. Por lo tanto, para determinar el nivel de dicha degradación en los cantos re-grabados se comparó la pérdida de energía entre distintas porciones del canto. Específicamente, en cada uno de los 20 cantos originales se dividió al trino en cuatro porciones de igual duración y se midió la energía de cada una de ellas a través del cálculo de la media cuadrática (ver descripción más arriba). Luego, en cada uno de los cantos re-grabados también se determinó la energía presente en cada porción del trino y se calculó el porcentaje de dicha energía en relación a la misma porción del trino en el canto original. En ausencia de fluctuaciones en la disminución de amplitud, dicho porcentaje debería ser el mismo en las cuatro porciones del trino de cada canto (más allá de depender en cada canto del ambiente y la distancia de re-grabación). Para determinar la variación en dicho porcentaje dentro de cada canto, se calculó el coeficiente de variación (desvío estándar sobre la media). Dicho coeficiente toma el valor cero en caso de no existir diferencias en la disminución de la amplitud entre porciones del trino, y aumenta a medida que dichas diferencias se incrementan. La Figura 3.3 muestra cómo se realizó la medición de las fluctuaciones irregulares de amplitud sobre el espectrograma. A través de esta medición se analizó este tipo de degradación en función de la distancia recorrida por la señal y se comparó el patrón obtenido en los distintos ambientes. Para ello se llevaron a cabo ANOVAs en cada una de las distancias de re-grabación, y en los casos en los cuales éstas mostraron diferencias significativas se realizaron contrastes de Scheffé para determinar qué pares de ambientes presentaron diferencias.

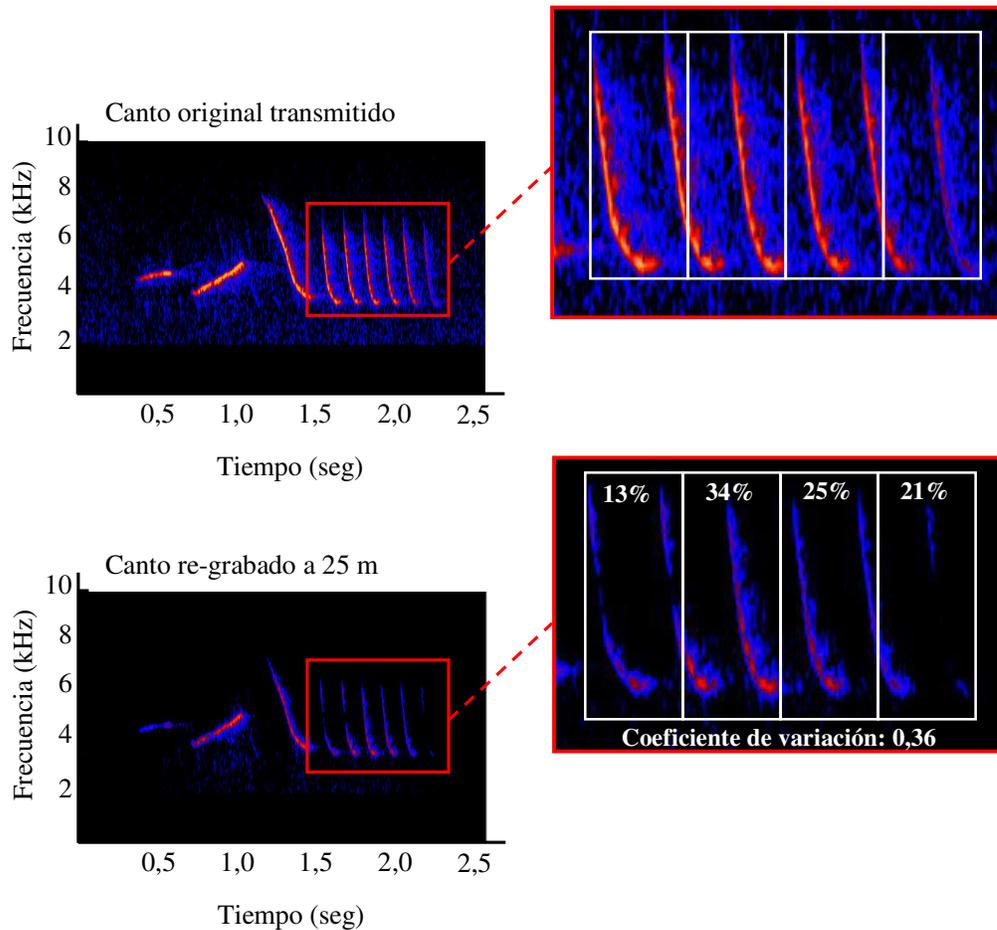


Figura 3.3 - Medición de las fluctuaciones irregulares de amplitud. Arriba: uno de los cantos de talar en su versión original. Abajo: re-grabación de dicho canto a 25 metros del parlante luego de ser transmitido en uno de los sitios de la estepa de Magdalena. Se puede ver en el detalle del trino como el mismo no solamente se atenuó, sino que lo hizo de manera irregular, habiendo disminuido mucho más marcadamente la amplitud de la señal en las primeras y las últimas notas que en las del medio. También en el detalle se puede observar la división del trino en cuatro partes iguales. En el canto original se determinó la energía en cada una de dichas porciones del trino a través del cálculo de la media cuadrática. En la re-grabación también se calculó la energía de cada porción, que se expresó como el porcentaje de la energía contenida por dicha porción en el canto original. Los valores porcentuales muestran que efectivamente la atenuación fue mayor al principio y al final del trino que en el medio del mismo, lo que se reflejó en un alto valor del coeficiente de variación.

La reverberación consiste, como se describió más arriba, en la aparición de una “cola” a continuación de cada una de las notas del canto. Por lo tanto, para cuantificar el nivel de reverberación generado en cada canto luego de su transmisión, se determinó la proporción de la amplitud de dicha cola en relación al punto de máxima intensidad de la nota. Específicamente, para cada uno de los 20 cantos utilizados se eligieron al azar dos notas del

trino y se determinó en el canto original la frecuencia de mayor amplitud en las mismas. Luego, en cada una de las re-grabaciones se midió la amplitud tanto en dicho punto de máxima intensidad como en la cola de la señal. La cola estuvo representada por un punto ubicado en la frecuencia de máxima intensidad pero a una distancia temporal de la nota equivalente a la duración de la nota en dicha frecuencia (Figura 3.4). Finalmente se calculó la proporción que representó en cada caso la amplitud de la cola en relación a la amplitud de la nota; dicha proporción es siempre menor a 1 y crece al aumentar el eco acumulado luego de la nota. Esta medición permitió analizar el patrón de reverberación en función de la distancia recorrida por la señal y comparar dicho patrón en los distintos ambientes. Al igual que en los casos descriptos más arriba, se llevaron a cabo ANOVAs en cada una de las distancias de re-grabación, y en los casos en los cuales dicho análisis mostró diferencias significativas se realizaron contrastes de Scheffé para determinar qué pares de ambientes presentaron diferencias.

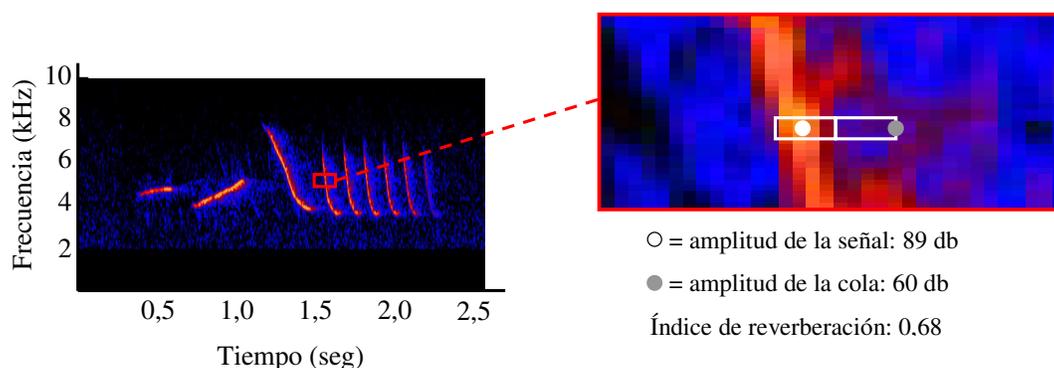


Figura 3.4 - Medición de la reverberación. Se puede observar en el detalle de la primera nota del trino de uno de los cantos del talar como se determinó la reverberación. El círculo blanco marca el punto de mayor intensidad de la señal en dicha nota del trino, cuya amplitud es 89 decibeles, y el círculo gris marca el punto en el que se determinó la intensidad de la “cola” de la señal, que es 60 decibeles. Nótese que el punto que representa la cola se situó en la misma frecuencia, pero a una distancia temporal con respecto a la nota equivalente a la duración de la nota en dicha frecuencia. El índice de reverberación, calculado como la proporción entre la amplitud en la cola y la amplitud en la señal, es en este caso 0,68.

Dado que los vientos intensos característicos de la estepa de la región del sur de la Provincia de Buenos Aires y el sudeste de la Provincia de La Pampa han sido postulados como una posible explicación para la presencia de intervalos de trino excepcionalmente largos en los dialectos del chingolo presentes en dicho ambiente, se analizó a continuación el efecto del

viento sobre las tres modificaciones sufridas por los cantos re-grabados, es decir la atenuación, las fluctuaciones irregulares de amplitud y la acumulación de eco. Para ello se tomaron los datos de las transmisiones realizadas en las estepas de ambos ambientes y se analizó el efecto de la intensidad del viento mediante regresiones.

El último de los análisis sobre la degradación impuesta por cada tipo de ambiente tuvo como objetivo poner a prueba si las diferencias en la frecuencia del trino que existen en muchos casos entre dialectos pueden explicarse como una adaptación de los mismos para minimizar la degradación. Esta justificación tendría sentido si las frecuencias utilizadas en cada ambiente se atenuasen menos que otras frecuencias posibles. Para que esto ocurra, sin embargo, debería pasar que en cada ambiente sean distintos los rangos de frecuencias más afectados por la atenuación, es decir que debería ser diferente el efecto de la frecuencia de un sonido sobre la atenuación que sufre. Dado que en Magdalena existen diferencias significativas en las frecuencias del trino entre dialectos (ver la sección 2.1 del capítulo 2), pero esto no ocurre en Guatraché (ver la sección 2.2 del capítulo 2), se puso a prueba esta explicación para la presencia de diferencias en la frecuencia del trino analizando los resultados de las transmisiones realizadas en Magdalena. Cabe aclarar que en Guatraché se detectaron diferencias significativas en las frecuencias del tema entre ambientes, pero dado que estas diferencias no son habituales entre dialectos en esta especie, se decidió analizar solamente el efecto del ambiente sobre la atenuación de las diferentes frecuencias del trino, y por lo tanto solamente se utilizaron las transmisiones de Magdalena. Para este análisis se utilizaron los datos de amplitud en las notas del trino que fueron medidos en la determinación de la reverberación (ver más arriba). Esto permitió contar con datos de la atenuación sufrida por las notas del trino en su punto de máxima amplitud en las diferentes distancias de re-grabación. Estos datos fueron utilizados para realizar regresiones entre la atenuación de la señal en su punto de máxima amplitud y la frecuencia a la que se encuentra dicho punto. Luego se compararon las rectas de regresión entre los dos ambientes de Magdalena para cada una de las distancias de transmisión.

Todos los análisis descriptos hasta el momento tuvieron como finalidad analizar el nivel y tipo de degradación impuesta por cada ambiente sobre los cantos de chingolo. Sin embargo, ninguno de ellos se realizó para diferenciar la degradación sufrida por las señales nativas de aquella sufrida por las señales no nativas, es decir analizar si las señales que en teoría están adaptadas a un tipo de ambiente se degradan menos al ser transmitidas en dicho ambiente que

otras señales alternativas no adaptadas al mismo. El último de los análisis realizados tuvo justamente como objetivo determinar si efectivamente los cantos nativos sufren un menor grado real de degradación que los no nativos. Para ello, dado que la degradación se define como “la suma de los cambios de la señal a una distancia X en relación a la estructura de la señal en su origen” (Morton 1986), se comparó la estructura de la versión original de cada canto con la estructura de las re-grabaciones y se evaluó si los cantos nativos sufrieron una menor alteración de su estructura que los no nativos como consecuencia de la transmisión. Se utilizó como dialecto nativo de un dado ambiente al dialecto típico de dicho ambiente, y como no nativo al otro dialecto del área (pero no a los dialectos de la otra área de estudio). Para este análisis se utilizaron los datos de un único sitio por ambiente. La comparación de la estructura de los cantos originales y re-grabados se realizó a través de la función “correlación de espectrogramas” del programa Raven 1.3, que permite comparar la estructura de dos señales acústicas. Esta función correlaciona la amplitud de las señales a comparar para cada una de sus diferentes frecuencias. Dicho análisis se repite para diferentes valores de superposición temporal entre los cantos que se comparan y el valor máximo de correlación se utiliza como un índice de similitud entre ellos (Figura 3.5). En esta comparación se analizó únicamente la distorsión de la estructura de los cantos al atravesar el ambiente, independientemente de las posibles diferencias en su atenuación, ya que se utilizó la versión normalizada de la función de correlación, que estandariza la amplitud de ambas señales antes de compararlas. Se puede encontrar una descripción más detallada de la función “correlación de espectrogramas” en el manual del Raven 1.3 (Charif et al 2007). Finalmente se compararon a través de pruebas t de Student los índices de correlación para cada una de las distancias de re-grabación entre los cantos nativos y no nativos.

Todos los análisis estadísticos fueron a dos colas y se realizaron utilizando el programa Statistica version 6 (StatSoft 2001).

3.3 - Resultados

Los análisis de transmisión del canto a través del ambiente se basaron en las re-grabaciones obtenidas a 5, 25 y 50 metros de distancia con respecto al parlante, dado que las grabaciones obtenidas a 75 metros tenían un nivel de atenuación que hacía prácticamente irreconocible la señal en relación al ruido de fondo, imposibilitando la medición de las variables de

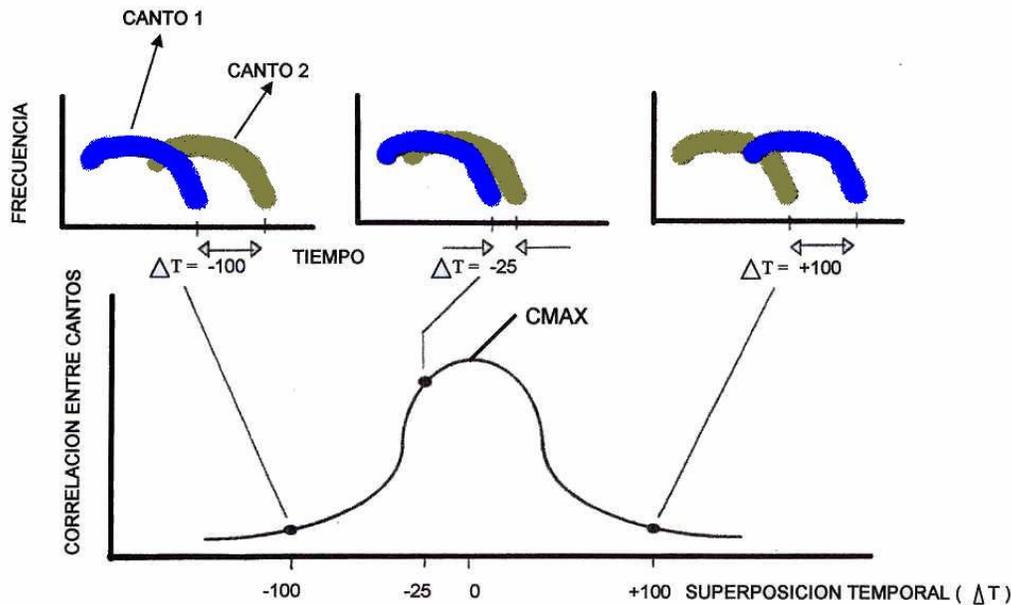


Figura 3.5 - Procedimiento de correlación de espectrogramas realizado por el programa Raven 1.3. Los valores de correlación entre pares de cantos se calculan a partir de la amplitud de las señales para cada una de sus diferentes frecuencias. Dicha correlación cambia de acuerdo al grado de superposición temporal de los espectrogramas y por lo tanto el análisis se repite para diferentes valores de superposición temporal entre los cantos, utilizándose el valor máximo de correlación (CMAX en el esquema) como un índice de similitud entre ellos. Esquema modificado a partir de Beeman 1996.

degradación. Por otro lado, la grabación obtenida en uno de los puntos de la estepa de Guatraché no pudo ser utilizada por problemas con la cinta. Considerando estas modificaciones en el conjunto de datos, los análisis se basaron en un total de 570 cantos (19 sitios en total, tres distancias de transmisión en cada uno y 10 cantos analizados por transmisión, teniendo en cuenta que en cada caso se eligió la mejor re-grabación de las nueve copias de cada canto).

El análisis de atenuación mostró una notoria disminución en la amplitud de la señal a medida que se incrementó la distancia recorrida por la misma (Figura 3.6). Si bien no pueden compararse entre sí los valores absolutos de amplitud obtenidos a diferentes distancias de re-grabación, puede observarse claramente de manera cualitativa que, tal como es de esperar, el canto se atenuó a medida que atravesó el ambiente en los cuatro ambientes considerados. La comparación entre ambientes mostró diferencias significativas en la atenuación en las tres distancias de re-grabación (ANOVA, $p < 0,001$ en todos los casos). Los contrastes de Scheffé

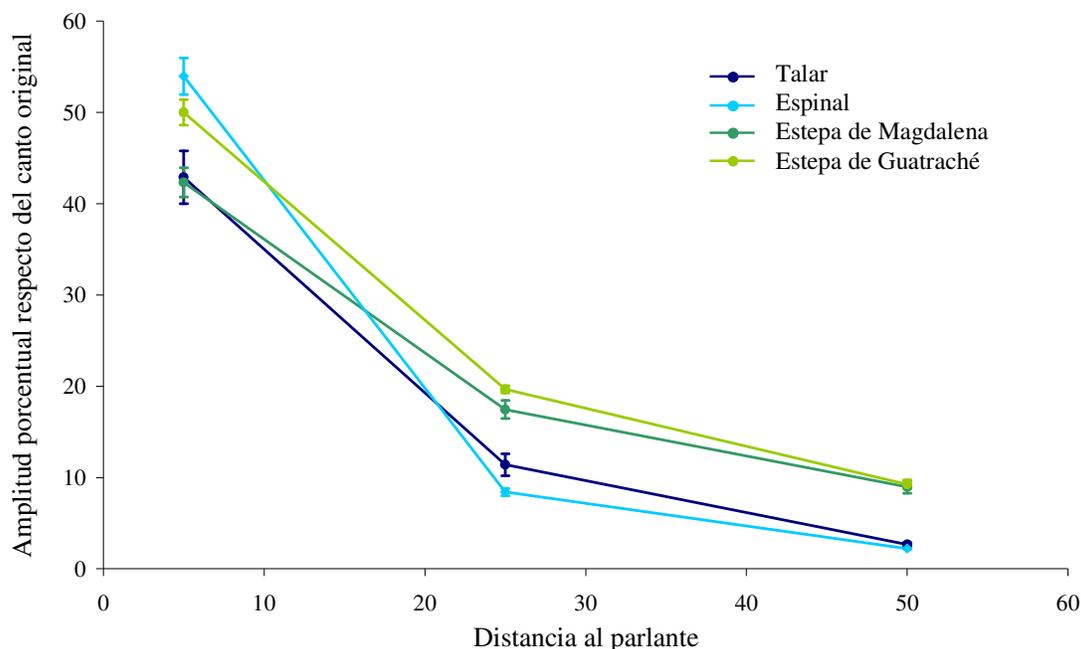


Figura 3.6 - Atenuación de los cantos transmitidos en los cuatro ambientes en función de la distancia de re-grabación (media \pm error estándar). La atenuación se determinó en base a la disminución porcentual de la media cuadrática de la amplitud con respecto a la del canto original. Se detectaron diferencias significativas entre ambientes en las tres distancias al parlante, mostrando una tendencia a atenuarse más los cantos en Guatraché que en Magdalena a los 5 metros, y atenuándose más los cantos en los ambientes cerrados que en los abiertos a los 25 y 50 metros

indicaron que a 5 metros de distancia del parlante, donde el nivel de atenuación no fue muy importante, no hubo diferencias entre los ambientes abiertos y cerrados, sino que hubo una tendencia a una mayor disminución de la amplitud en los ambientes de Magdalena que en los de Guatraché, siendo significativas específicamente las diferencias entre el espinal y ambos ambientes de Magdalena ($p < 0,003$ en ambos casos). A 25 y 50 metros de distancia del parlante, en cambio, los cantos transmitidos en ambientes cerrados sufrieron un mayor grado de atenuación que aquellos transmitidos en ambientes abiertos, independientemente del área de estudio. De hecho, en ambas distancias de re-grabación hubo diferencias significativas en todas las comparaciones entre ambientes abiertos y cerrados independientemente del área ($p < 0,001$ en todos los casos), pero no entre los dos ambientes cerrados ni entre los dos ambientes abiertos.

El análisis de las fluctuaciones irregulares de amplitud mostró diferencias significativas entre los ambientes a 25 y 50 metros de distancia al parlante (ANOVA, $p < 0,001$ en ambos casos),

pero no a 5 m ($p = 0,12$), donde la variabilidad interna en la atenuación del trino era aún muy baja en todos los ambientes. Tal como se puede observar en la figura 3.7, la comparación entre ambientes mediante los contrastes de Scheffé mostró que a 25 y 50 metros de distancia del parlante las fluctuaciones de amplitud fueron significativamente mayores en los ambientes abiertos que en los cerrados, independientemente del área de estudio ($p < 0,002$ en todas las comparaciones). Por otro lado, si bien a 50 metros se puede observar una tendencia a la presencia de mayores fluctuaciones de amplitud en Guatraché que en Magdalena (siendo un poco mayor el coeficiente de variación en la estepa de Guatraché que en la de Magdalena y en el espinal que en el talar), no hubo diferencias significativas entre los dos ambientes cerrados ni entre los dos ambientes abiertos.

Con respecto a la reverberación, los ambientes presentaron diferencias significativas en todas las distancias al parlante (ANOVA, $p = 0,004$ a 5 metros y $p < 0,001$ a 25 y 50 metros). Tal como predice la teoría acústica, en todos los casos la acumulación de ecos en la cola de la

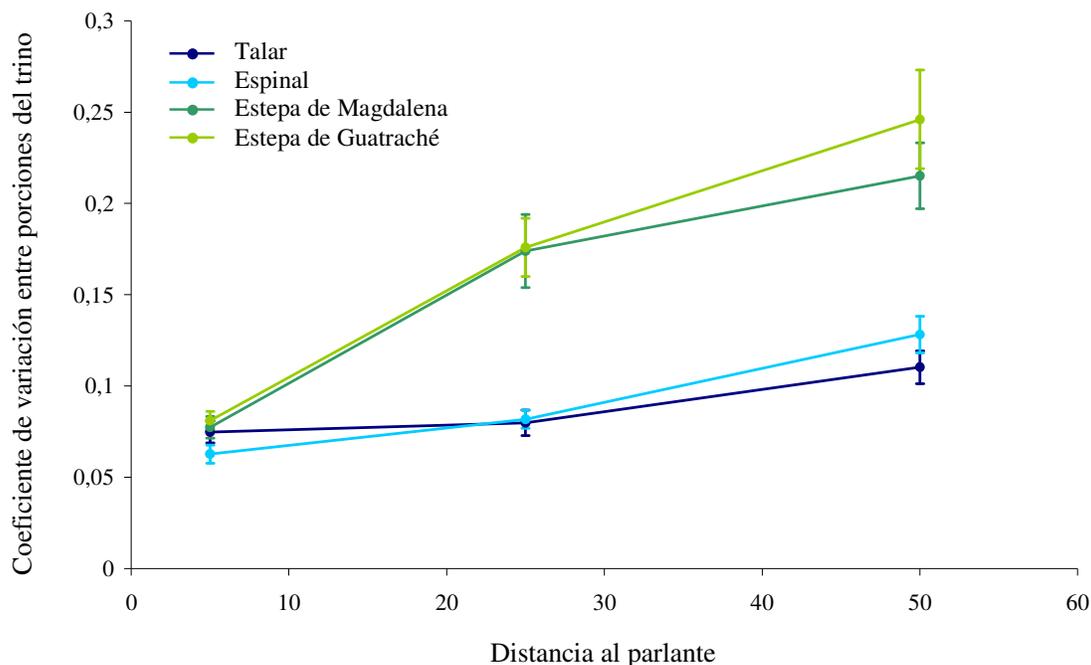


Figura 3.7 - Degradación de los cantos por fluctuaciones irregulares de amplitud en función de la distancia de re-grabación (media \pm error estándar). El trino de cada canto re-grabado se dividió en cuatro porciones y las fluctuaciones irregulares de amplitud se estimaron a través del coeficiente de variación de la media cuadrática de la amplitud de dichas porciones expresada como porcentaje de la media cuadrática de la amplitud en el canto original. Se detectaron diferencias significativas entre ambientes a 25 y 50 metros de distancia al parlante, siendo mayores las fluctuaciones de amplitud en los ambientes abiertos que en los cerrados.

señal fue mayor en los ambientes cerrados que en los abiertos. Como se puede observar en la Figura 3.8, a 5 metros del parlante estas diferencias fueron relativamente pequeñas, y los contrastes de Scheffé indicaron que solamente son significativas aquellas entre el talar y la estepa de Magdalena ($p = 0,048$). A 25 y 50 metros de distancia las diferencias fueron más notorias y la reverberación fue significativamente mayor en los ambientes cerrados que en los abiertos, independientemente del área ($p < 0,002$ en todos los casos). Por otro lado, no hubo diferencias en el eco generado en las dos estepas, pero los cantos transmitidos en el talar mostraron una tendencia a presentar mayor reverberación que los del espinal. Dicha diferencia de todos modos estuvo lejos de ser significativa a 25 metros del parlante ($p = 0,66$) y fue sólo parcialmente significativa a 50 metros de distancia ($p = 0,058$).

También se puede ver en la Figura 3.8 que si bien la reverberación aumentó entre los 5 y los 25 metros en los ambientes cerrados, disminuyó a los 50 metros (disminuyó en ambos ambientes, aunque más notoriamente en el espinal que en el talar). Una posible explicación para esta disminución se relaciona con el hecho de que a medida que aumenta la distancia

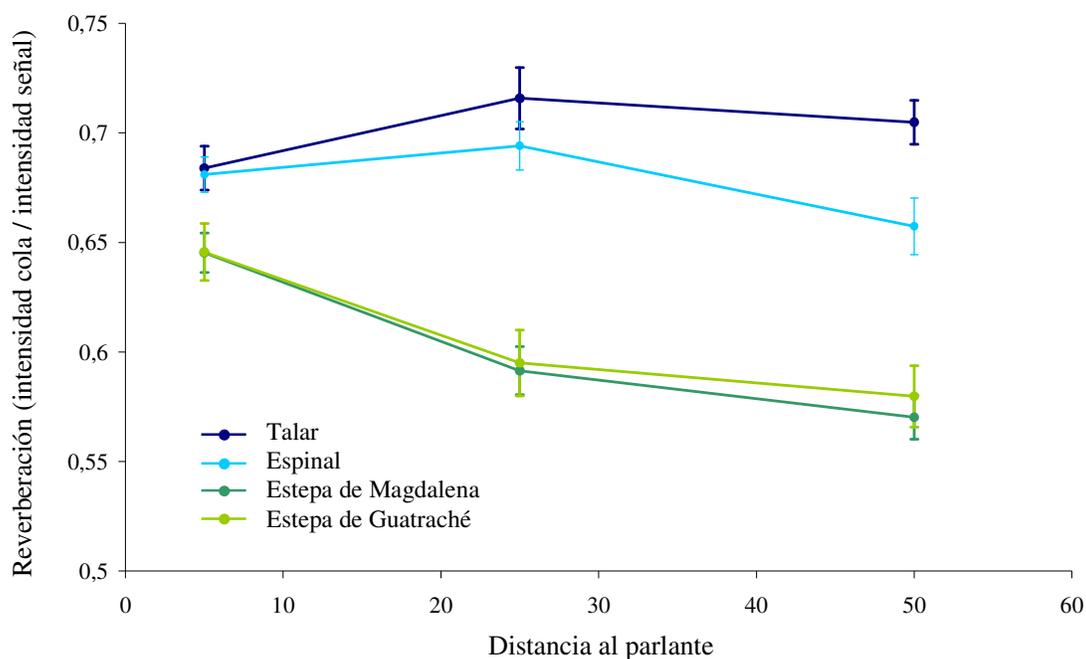


Figura 3.8 - Reverberación generada en las vocalizaciones en función de la distancia de transmisión (media ± error estándar). Se midió la amplitud de la nota en su punto de máxima intensidad y en la cola, y luego se estimó la reverberación como la proporción de la segunda medida con respecto a la primera. Se detectaron diferencias significativas en las tres distancias de transmisión, y tal como predice la teoría acústica la acumulación de ecos fue mayor en los ambientes cerrados que en los abiertos.

lineal recorrida por la señal, la distancia recorrida por el sonido que rebota en la vegetación aumenta más que linealmente. De esta manera, al incrementarse más la distancia recorrida por éste último que la distancia recorrida por el sonido que llega directamente al micrófono, aumenta la diferencia de atenuación entre ambos y por lo tanto a grandes distancias disminuye la proporción de intensidad presente en la cola con relación a la intensidad de la señal.

El análisis de regresión realizado con las re-grabaciones de los ambientes de estepa para evaluar el efecto de la intensidad del viento sobre la degradación de la señal mostró que dicho efecto varía dependiendo de cuál sea el tipo de modificación de la señal estudiado. En primer lugar, la atenuación no mostró una relación consistente con el viento, ya que los cantos re-grabados a 5 metros del parlante se atenuaron más a mayor velocidad del viento ($p = 0,009$), los re-grabados luego de 25 metros se atenuaron menos cuanto mayor fue dicha velocidad ($p < 0,001$), y los que recorrieron 50 metros no mostraron una asociación significativa entre las dos variables ($p = 0,09$). Esta falta de consistencia entre los efectos del viento a diferentes distancias de re-grabación, que puede a primera vista parecer extraña, muy probablemente se debe a que el efecto del viento sobre la atenuación depende de su dirección (Salomons 2001). Si la misma es opuesta al sentido de transmisión (es decir desde el micrófono hacia el parlante), el sonido tiende a dirigirse hacia arriba por efecto del viento, creando una “sombra de sonido” adelante del parlante en la cual la intensidad del mismo es muy inferior a la que habría en ausencia de viento. En cambio, si la dirección es a favor de la transmisión (es decir desde el parlante hacia el micrófono), el sonido tiende a dirigirse hacia abajo y se mantiene a una altura relativamente baja, por lo que la presencia de viento puede tener el efecto contrario y disminuir la atenuación de la señal en comparación con una situación sin viento. El hecho de que la dirección del viento haya sido diferente entre transmisiones puede por lo tanto explicar la variabilidad observada en la asociación entre su intensidad y la atenuación.

El efecto del viento sobre las fluctuaciones irregulares de amplitud fue en cambio mucho más claro, incrementándose las mismas al aumentar la intensidad del viento (Figura 3.9). Si bien a 5 metros del parlante no hubo una asociación significativa entre las variables ($p = 0,88$), esto es lógico teniendo en cuenta que las fluctuaciones irregulares de amplitud fueron muy pequeñas a dicha distancia (ver Figura 3.6). Luego de recorridos 25 y 50 metros por la señal, en cambio, dichas fluctuaciones mostraron una muy clara asociación con el viento, aumentando significativamente al incrementarse la intensidad del mismo ($p = 0,03$ y $p < 0,001$, respectivamente).

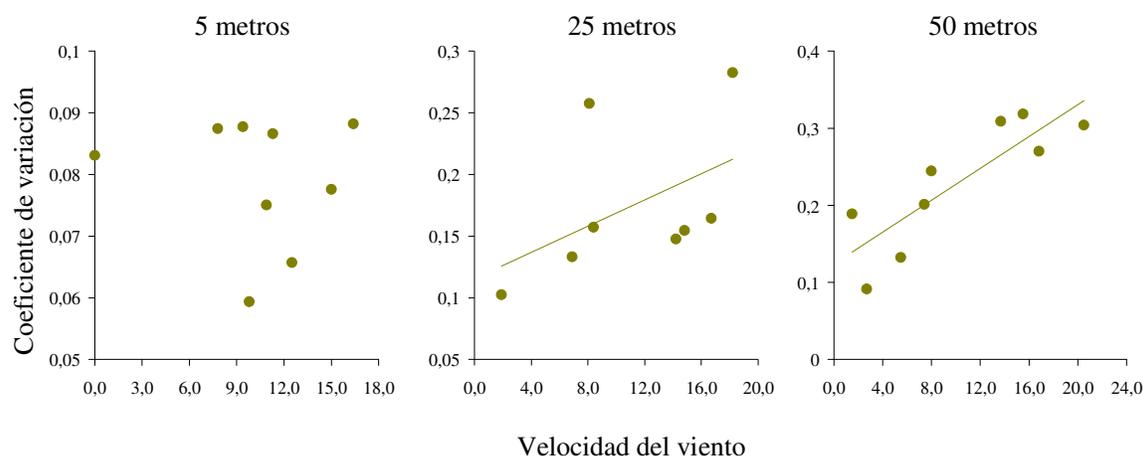


Figura 3.9 - Efecto de la intensidad del viento sobre las fluctuaciones irregulares de amplitud. El análisis se basó en los nueve sitios de estepa (cinco sitios en Magdalena y cuatro en Guatraché). No hubo una asociación significativa entre la intensidad del viento y las fluctuaciones irregulares de amplitud a 5 metros de distancia del parlante, lo que es lógico teniendo en cuenta que a esta distancia la magnitud de este tipo de degradación fue muy pequeña. Los cantos que recorrieron 25 y 50 metros, en cambio, presentaron una asociación positiva significativa entre la velocidad del viento y las fluctuaciones de amplitud (25 metros: $y = 0,01 x + 0,12$; $R^2 = 0,23$; $p = 0,03$; 50 metros: $y = 0,01 x + 0,12$; $R^2 = 0,72$; $p < 0,001$).

Con respecto a la reverberación, no hubo un efecto significativo de la intensidad del viento sobre la acumulación de eco a ninguna distancia de re-grabación ($p > 0,2$ en todos los casos). Si bien no es esperable que el viento genere reverberación, este resultado es interesante por el hecho de que contradice una de las posibles explicaciones para la presencia de largos intervalos de trino en la estepa de Guatraché (o mejor dicho en la estepa del sur de la Provincia de Buenos Aires y el sudeste de la Provincia de La Pampa en general), que consiste en que la presencia de vientos intensos en dicha región genere algún tipo de degradación con un efecto similar al de la acumulación de ecos luego de las notas.

El análisis de la asociación entre la frecuencia y la atenuación en los ambientes de Magdalena mostró que, tal como predice la teoría acústica, las frecuencias más graves tendieron a atenuarse menos que las más agudas (Figura 3.10). Esta relación se puede ver claramente en las re-grabaciones realizadas a 5 y 25 metros, en donde el análisis de regresión mostró una asociación negativa significativa en ambos ambientes entre el porcentaje de amplitud con respecto al canto original en el punto de máxima intensidad de las notas del trino y la frecuencia de dicho punto (5 metros: $p = 0,01$ en el talar y $p < 0,001$ en la estepa; 25 metros: $p < 0,001$ en ambos ambientes). Luego de recorridos 50 metros por la señal, en cambio, no se detectó una asociación significativa entre la frecuencia y la atenuación en ninguno de los

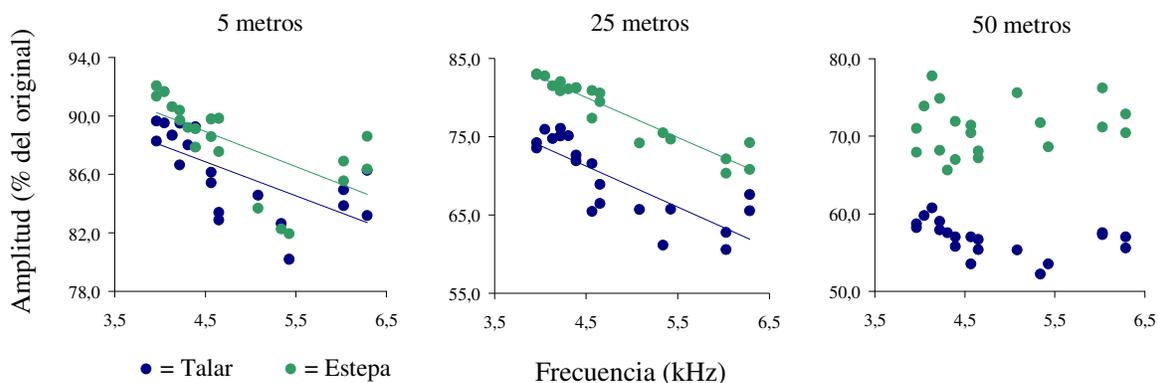


Figura 3.10 - Análisis de regresión entre la atenuación y la frecuencia en las notas del trino realizado en los ambientes de Magdalena. Se puede observar una tendencia general a una mayor atenuación de las frecuencias más agudas. La asociación entre la frecuencia y la atenuación fue significativa en las re-grabaciones realizadas a 5 y 25 metros del parlante, pero no a 50 metros. Ambos ambientes presentaron pendientes de regresión prácticamente idénticas en las dos distancias para las que se registró una asociación significativa entre las variables (5 metros: talar: $y = -2,34 x + 97,398$, $R^2 = 0,43$; estepa: $y = -2,41 x + 99,79$, $R^2 = 0,42$; 25 metros: talar: $y = -5,22 x + 94,73$, $R^2 = 0,65$; estepa: $y = -5,10 x + 102,96$, $R^2 = 0,90$).

ambientes ($p = 0,15$ en el talar y $p = 0,56$ en la estepa). Esto puede deberse a que el nivel de atenuación del canto a dicha distancia es tal que no logró detectarse la asociación entre las variables (ver Figura 3.6). Más allá del hecho de que se haya corroborado que las frecuencias graves se atenúan menos que las agudas, debe destacarse que la comparación entre ambientes mostró que no existen diferencias entre el talar y la estepa en cuanto a la relación entre la frecuencia y la atenuación. De hecho, si bien como se había mostrado más arriba el nivel general de atenuación fue mayor en el talar, las pendientes de las rectas de regresión obtenidas en ambos ambientes fueron prácticamente idénticas tanto en las re-grabaciones de 5 metros como en las de 25 metros, es decir en las distancias que muestran una asociación significativa entre las variables (5 metros: talar: $y = -2,34 x + 97,398$, estepa: $y = -2,41 x + 99,79$; 25 metros: talar: $y = -5,22 x + 94,73$, estepa: $y = -5,10 x + 102,96$; Figura 3.10).

El análisis de correlación de espectros mostró en primer lugar que, tal como se puede esperar, la similitud entre las estructuras del canto re-grabado y el original disminuyó a medida que aumentó la distancia recorrida por el canto (Figura 3.11). Por otro lado, los cantos mostraron una tendencia a degradarse más en Guatraché que en Magdalena. Finalmente, no hubo diferencias apreciables dentro de cada área en la degradación sufrida por los cantos nativos y los no nativos (Figura 3.11). Esto fue confirmado por la comparación mediante la prueba t de Student, realizada combinando los datos de ambas áreas, que mostró que no hay diferencias

significativas en la modificación de la estructura de la señal entre los cantos nativos y no nativos a ninguna distancia de re-grabación ($p > 0,25$ en los tres casos).

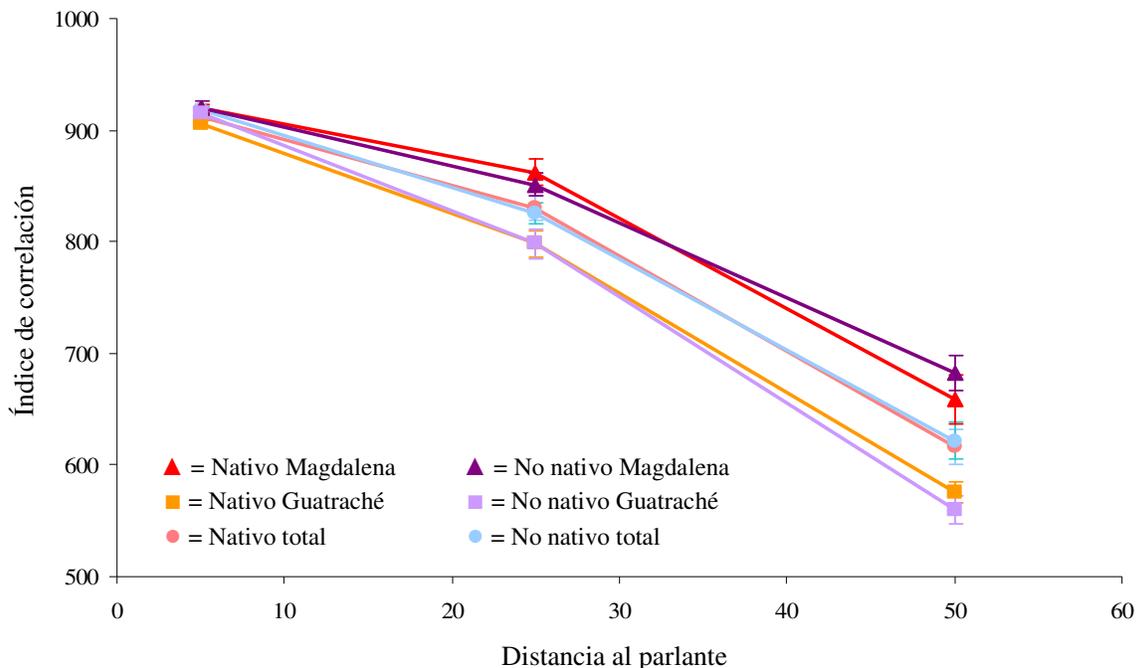


Figura 3.11 - Similitud entre las estructuras de los cantos re-grabados y los transmitidos, en función de la distancia al parlante. La similitud se obtuvo mediante la correlación de espectros de Raven 1.3. Los cantos sufrieron un mayor nivel de modificación de su estructura a medida que se incrementó la distancia recorrida, pero dicho patrón fue prácticamente idéntico entre los cantos nativos y los no nativos, no habiendo diferencias significativas entre ellos a ninguna de las distancias de re-grabación.

3.4 - Discusión

Tal como se podía esperar en base a estudios previos, las vocalizaciones de los chingolos se atenuaron y sufrieron distintos tipos de degradación al atravesar el ambiente (Morton 1975, Wiley & Richards 1978, 1982, Richards & Wiley 1980, Brown & Handford 2000, Balsby et al. 2003). Dicha degradación fue detectada tanto al estudiar la modificación general de la estructura de la señal como al analizar patrones específicos de degradación. Considerando el tamaño de los territorios en esta especie (Miller & Miller 1968), se puede afirmar que estas modificaciones se detectaron en un rango de distancias que es comparable con las que el canto debe atravesar normalmente entre el emisor y los potenciales receptores de la señal, lo cual es

importante si se tiene en cuenta que el estudio de la degradación se realizó en el contexto de cómo la misma puede afectar a la comunicación. Dentro de este rango de distancias, por otra parte, tanto la atenuación como los distintos tipos de degradación aumentaron al incrementarse el recorrido de la señal. De hecho, la atenuación fue tal a 75 metros del parlante que el canto resultó prácticamente indistinguible del ruido de fondo. Más allá de estos resultados generales, los objetivos específicos de esta parte de la tesis consistieron en comparar el tipo y nivel de degradación sufrida por los cantos en los distintos ambientes, evaluar la presencia de diferencias entre las dos áreas de estudio (dado que presentan diferentes patrones de asociación entre la estructura de los dialectos y el ambiente) y analizar si los cantos adaptados a un determinado ambiente se degradan menos al atravesarlo que cantos no adaptados a dicho ambiente. Los resultados obtenidos en relación a estos objetivos y sus implicancias se discuten a continuación.

Tanto la atenuación como los dos tipos específicos de degradación analizados difirieron marcadamente entre ambientes. La atenuación fue mayor en los ambientes cerrados que en los abiertos, lo que podría explicarse por la interferencia generada por la vegetación presente entre la fuente de sonido y el parlante. Por otro lado, en los ambientes abiertos parecería ser más variable el nivel de atenuación sufrido por la señal, ya que el viento posee tener efectos contrarios sobre la atenuación dependiendo de su dirección (Salomons 2001). Con respecto a las fluctuaciones irregulares de amplitud, las mismas fueron significativamente mayores en los ambientes abiertos que en los cerrados en ambas áreas. Esto es consistente con la noción de que la diferencia de temperatura, humedad y velocidad entre celdas de aire genera este tipo de degradación específicamente en ambientes abiertos (Brown & Handford 1996). El viento, de hecho, es sin duda uno de los factores claves en la generación de esta degradación de la señal, ya que los resultados mostraron que mayores intensidades de viento se asociaron a mayores fluctuaciones en la amplitud del canto. Si bien no fue significativa, la aparente tendencia a un mayor nivel de fluctuaciones irregulares de amplitud en la estepa de Guatraché que en la de Magdalena podría explicarse por este efecto, ya que son característicos los vientos intensos en este ambiente en toda la región del sur de la Provincia de Buenos Aires y el sudeste de la Provincia de La Pampa (y de hecho las transmisiones realizadas en Guatraché tuvieron en promedio un 40% más de intensidad de viento que las realizadas en Magdalena: 12,5 km por hora en Guatraché y 8,9 km por hora en Magdalena). Finalmente, la reverberación fue mayor en los ambientes cerrados que en los abiertos en ambas áreas. Esto también coincide con lo que esperado, ya que es en este tipo de ambientes donde la presencia

de troncos, ramas y hojas de la vegetación produce un rebote del sonido e introduce eco a continuación de cada una de las notas de la señal (Wiley & Richards 1978, 1982, Richards & Wiley 1980).

El haber encontrado en Magdalena mayores fluctuaciones irregulares de amplitud en la estepa y mayor reverberación en el talar brinda sustento a la hipótesis de adaptación acústica como explicación del patrón de asociación entre la estructura de los dialectos y el ambiente en esta área. Esto se debe a que el patrón presente, caracterizado por la presencia de intervalos de trino mayores en el talar que en la estepa, es justamente el que se esperaría encontrar si los cantos estuviesen adaptados en cada ambiente para minimizar el efecto de la degradación. Por un lado, la marcada separación temporal de las notas del trino en el talar evitaría la superposición de las mismas que podría ocurrir como consecuencia de la acumulación de ecos (Wiley & Richards 1978, 1982, Richards & Wiley 1980). Por el otro, la alta tasa de repetición y la redundancia de información en la estepa incrementarían la oportunidad del receptor de obtener la información codificada en el canto, aún cuando una porción del mismo se torne imperceptible o irreconocible debido a las fluctuaciones irregulares de amplitud (Brown & Handford 1996).

En Guatraché, en cambio, al haber encontrado los mismos patrones de degradación de la señal que en Magdalena, la hipótesis de adaptación acústica pierde sustento como explicación de la asociación entre los dialectos y el ambiente. Dado que en esta área dicha asociación está invertida, habiendo mayores intervalos de trino en la estepa que en el espinal, para que esta hipótesis fuese una explicación válida debería haber factores de degradación diferentes de los habituales, que generen patrones de degradación particulares. Al no haberse encontrado dichos patrones, resulta complicado recurrir a esta hipótesis como explicación, ya que la asociación entre la estructura temporal del trino y el ambiente es exactamente la contraria de la que se esperaría para minimizar el efecto de los tipos de degradación encontrados. En particular, estudios previos habían planteado que la presencia de intervalos de trino largos en la estepa de la región del sur de la Provincia de Buenos Aires y el sudeste de la Provincia de La Pampa podría deberse a los vientos intensos característicos de dicha región (Tubaro & Segura 1994). Más específicamente, esto podría ocurrir si el viento intenso generase una modificación de la señal similar al eco, incrementando la intensidad en la cola de las notas. Sin embargo, la ausencia de este tipo de degradación en las re-grabaciones obtenidas en la estepa de Guatraché, sumada al hecho de que no se detectó ninguna asociación entre la

velocidad del viento y la generación de eco, claramente le quita sustento empírico a esta posibilidad.

Para descartar por completo a la hipótesis de adaptación acústica como explicación del patrón de dialectos en esta región se deberían realizar experimentos de transmisión en condiciones climáticas más extremas, ya que si bien como se mencionó más arriba los vientos fueron mayores durante los experimentos de transmisión en la estepa de Guatraché que en la de Magdalena, el promedio de velocidad del viento en la primera fue 12,5 km por hora, y los vientos de esta región pueden alcanzar intensidades mucho mayores. Aún así, es necesario tener en cuenta que quizás deben comenzar a estudiarse más en profundidad las posibles explicaciones alternativas a la minimización de los efectos de la degradación para comprender esta inversión en el patrón. Como se mencionó en el primer capítulo, se han planteado en el pasado explicaciones que no involucran la degradación de la señal para analizar la asociación entre la estructura del canto de las aves y el ambiente, tales como la hipótesis de adaptación genética (Nottebohm 1969) o la influencia de posibles diferencias morfológicas entre poblaciones dialectales. Sin embargo, dichas explicaciones carecen de sustento tanto teórico como empírico en el caso del chingolo. Para el planteo de nuevas hipótesis alternativas deben tenerse en cuenta ciertas características de la región del sur de la Provincia de Buenos Aires y el sudeste de la Provincia de La Pampa, tales como el hecho de que la misma estaría ubicada en una zona de transición entre regiones en donde los dialectos se asocian claramente al ambiente y regiones en donde dicha asociación no es tan clara, y el hecho de que sería una región de contacto secundario entre linajes ancestrales de chingolo y por lo tanto poseería una alta variabilidad genética. (ver sección 2.2.6 del capítulo 2, pág. 37, para una descripción más detallada).

En el área de Magdalena, no solamente la estructura temporal varía entre los dialectos, sino que también hay una asociación entre la frecuencia del trino y el ambiente (Tubaro et al 1993, Kopuchian et al. 2004). Dicha asociación se caracteriza por una tendencia a la presencia de menores frecuencias en el talar que en la estepa (aunque en realidad la frecuencia máxima y la frecuencia enfatizada son menores en dicho ambiente, pero la frecuencia mínima es mayor). Tradicionalmente, se han intentado explicar las diferencias de frecuencias en el canto de las aves entre ambientes en base a la minimización de la atenuación sufrida por las vocalizaciones, y de hecho la adaptación a nivel de frecuencias fue una de las conclusiones a las que llegó Morton (1975) en uno de los estudios fundadores de la hipótesis de adaptación

acústica. Sin embargo, para que esto tenga sentido, distintos ambientes deben favorecer diferentes frecuencias, para lo cual deberían mostrar diferentes patrones de asociación entre el nivel de atenuación y la frecuencia. Los resultados obtenidos en Magdalena claramente contradicen esta explicación, ya que se observó no solamente que en ambos ambientes las frecuencias más graves se transmiten mejor que las más agudas, sino también que el patrón de asociación entre la frecuencia y la atenuación es prácticamente idéntico en ambos casos. De esta manera, las diferencias de frecuencia entre ambientes no pueden explicarse simplemente como una adaptación de los cantos para minimizar la atenuación.

Por último, la comparación de la modificación de la estructura entre los cantos originales y los re-grabados mostró que los cantos nativos no se degradaron menos durante la transmisión que los no nativos (la observación de la Figura 3.11 muestra que prácticamente no hubo diferencias entre los cantos nativos y no nativos, y que la falta de una detección de diferencias significativas no se debió a una falta de potencia de la prueba estadística). Esto implica que los cantos teóricamente adaptados al ambiente en el cual se realizó la transmisión no sufrieron un nivel de degradación menor al experimentado por los cantos que no están adaptados a dicho ambiente. Este resultado puede a primera vista resultar sorprendente y contrario a lo que se espera de acuerdo a la hipótesis de adaptación acústica, ya que indica que la adaptación de los cantos no se traduce en una menor degradación real de los mismos. Sin embargo, si se analiza la hipótesis de adaptación acústica en mayor profundidad (al menos la versión más utilizada actualmente de la misma) se puede ver que el planteo de la “minimización de la degradación” es una simplificación, y en realidad postula que los cantos están adaptados al ambiente de modo tal de minimizar los efectos negativos de dicha degradación. Esto implica que no es la degradación real o absoluta en sí misma la que debe minimizarse en el proceso de adaptación del canto al ambiente, sino los efectos negativos que ésta puede tener sobre la comunicación por dificultar el reconocimiento y/o decodificación de la señal (además de afectar el proceso de aprendizaje). Concretamente, el eco acumulado en ambientes cerrados en los cantos que poseen una mayor separación entre sus notas no tiene por qué ser menor que el acumulado en los cantos con menor separación, sino que lo que ocurre es que el eco puede no permitir al receptor distinguir las notas en el segundo caso pero sí en el primero. De manera análoga, las fluctuaciones de amplitud generadas en ambientes abiertos no tienen por qué ser menores en los cantos con mayor tasa de repetición de notas que en los que poseen una menor cantidad de elementos, pero la redundancia que genera el tener una alta tasa de repetición puede permitir al receptor recibir una cantidad de información suficiente aún

cuando parte del canto sea imperceptible, cosa que puede no ocurrir con cantos en los que las notas están muy distanciadas. El resultado encontrado es consistente con esta idea. De hecho, la principal razón por la cual una estructura adaptada a un ambiente en particular podría sufrir una degradación absoluta menor que estructuras alternativas sería que tuviese un rango de frecuencias que en el ambiente en cuestión se atenúen menos que otras frecuencias posibles, y los resultados de los experimentos de transmisión descritos más arriba indican que la asociación entre el grado de atenuación y la frecuencia son prácticamente idénticos en ambientes abiertos y cerrados.

Una implicancia lógica de esto es que detectar si un dialecto adaptado a un dado ambiente es el más eficiente para la comunicación a distancia en el mismo es bastante más complejo que simplemente comparar varias señales en función de su estructura original y la estructura degradada que se genera luego de atravesar el ambiente. De hecho, puede ser necesario analizar el problema considerando las características perceptivas de las aves o analizando la respuesta efectiva de los receptores ante distintos tipos de señales luego de que las mismas son degradadas. Teniendo en cuenta esto, en el capítulo siguiente se analiza el efecto de la degradación sobre la comunicación a través de experimentos de playback en los que se estudiaron las respuestas de los chingolos ante cantos no degradados y cantos degradados por diferentes patrones de degradación.

CAPÍTULO 4: EFECTOS DE LA DEGRADACIÓN DE LAS SEÑALES ACÚSTICAS SOBRE LA COMUNICACIÓN

4.1 - Introducción

En el capítulo anterior se demostró que diferentes ambientes imponen distintos tipos de degradación a los cantos de chingolo, lo que constituye una condición necesaria para poder recurrir a la hipótesis de adaptación acústica como explicación de la existencia de dialectos asociados al ambiente en esta especie. Sin embargo, esta es una condición necesaria pero no suficiente, ya que es clave poder demostrar que la degradación generada en los cantos afecta a la comunicación. Este efecto negativo se debería a una disminución de la capacidad del receptor de reconocer el canto y/o decodificar la información presente en el mismo.

Si bien es clara la importancia de establecer si la comunicación se ve afectada por la degradación, muy pocos estudios han puesto esto a prueba. De hecho, la gran mayoría de los estudios que han demostrado que algunas especies poseen la capacidad de diferenciar los cantos degradados de los no degradados han estado relacionados con otros aspectos de la degradación. Muchos de ellos, por ejemplo, estudiaron esta capacidad en el contexto del uso de la degradación por parte de los receptores para estimar la distancia a la que se encuentra el emisor (Richards 1981, Morton et al. 1986, Naguib 1995, Nelson & Stoddard 1998, Naguib et al. 2000). Todavía no está claro por lo tanto cuan negativa es la degradación en relación a la comunicación a distancia en aves, y menos aún se conoce sobre la manera específica en la que la afectaría. En el caso particular del chingolo, se ha demostrado que los machos pueden diferenciar cantos degradados de cantos no degradados, y que responden en mayor medida ante estos últimos (Simonetti et al. 1996). Sin embargo, este estudio tampoco se realizó en el marco de la hipótesis de adaptación acústica, sino para estudiar las posibles funciones del tema y del trino. Por lo tanto, se utilizó una mezcla de tipos de degradación en cada canto, y se generaron cantos mucho más degradados que lo que se modifica la señal habitualmente entre el emisor y el receptor en un ambiente natural. Por estas razones, estos resultados no pueden utilizarse para saber si el tipo de degradación característica de cada ambiente por sí misma, y en las magnitudes en las que suele ocurrir en la naturaleza, afecta a la comunicación en esta especie.

Por otro lado, los resultados de los experimentos de transmisión en relación a los tipos de degradación generados en ambientes abiertos y cerrados brindan sustento a la hipótesis de adaptación acústica como explicación de la asociación entre la estructura del canto y el ambiente en Magdalena, pero dificultan su utilización como explicación de dicha asociación en Guatraché. Consecuentemente, el estudio en ambas áreas de otro aspecto fundamental de esta hipótesis, como es el efecto de la degradación sobre la comunicación, puede aportar nuevas evidencias sobre la aplicabilidad de esta hipótesis en cada una de ellas.

Los resultados del capítulo anterior también mostraron que no existen diferencias en cada ambiente en el nivel real de degradación sufrido por cantos nativos y no nativos. Esto muestra que la adaptación de los cantos al ambiente debe entenderse no como una manera de minimizar la degradación en sí misma, sino el efecto negativo de dicha degradación sobre la comunicación. Dado que dicho efecto negativo se relaciona con la detección, el reconocimiento y/o la decodificación del canto, la manera más apropiada de estudiarlo es a través de la comparación de la respuesta de los chingolos ante cantos degradados mediante el tipo de degradación para la cual en teoría están adaptados y cantos que poseen tipos de degradación para la cual no están adaptados. Específicamente, se esperaría que un receptor presente en un ambiente X pueda detectar, reconocer y decodificar un canto del dialecto de dicho ambiente (nativo) que ha sufrido la degradación típica de ese ambiente más fácilmente que un canto de otro ambiente (no nativo) que también ha sufrido la degradación típica del ambiente X. Como consecuencia de esto, el receptor debería responder en mayor medida ante el primero de ellos. Esta comparación, que permitiría establecer si la adaptación del canto a cada ambiente efectivamente disminuye los efectos negativos de la degradación sobre la comunicación, no ha sido realizada de manera adecuada hasta el momento ni en chingolos ni en ninguna otra especie de ave. En el único estudio previo de este tipo, realizado justamente en chingolos, los estímulos utilizados no permitieron realizar esta comparación de manera apropiada debido a que pertenecían a dialectos muy diferentes de los que poseían los sujetos experimentales y por lo tanto no se obtuvo un nivel de respuesta adecuado ante la estimulación (Lijtmaer 2001).

Teniendo en cuenta los conceptos mencionados en los párrafos anteriores, el objetivo principal de esta parte de la tesis fue poner a prueba en las dos áreas de estudio si la degradación que sufre un canto de chingolo al atravesar el ambiente afecta la comunicación a través de la disminución de la capacidad del receptor de reconocer el canto y/o decodificar la

información presente en el mismo. Adicionalmente, en caso de poder demostrar que la degradación afecta la comunicación, el segundo objetivo fue analizar si la adaptación de la estructura del canto a cada ambiente disminuye los efectos negativos de la degradación. Aprovechando que el chingolo es una especie territorial y que por lo tanto los machos responden agresivamente ante la presencia de otro macho dentro de su territorio (Simonetti et al. 1996, Tubaro et al. 1996), ambos puntos se pusieron a prueba mediante experimentos de playback en los que se le pasaron cantos a una serie de machos de chingolo para simular invasiones territoriales y se comparó la respuesta de dichos machos ante cantos no degradados y ante cantos con diferentes tipos de degradación.

4.2 - Metodología

4.2.1 - Elección, captura, identificación y grabación de los sujetos experimentales

Los experimentos de playback se realizaron entre noviembre y diciembre de 2005 en Magdalena y en diciembre de 2006 en Guatraché. Se consideraron como zonas aptas para la realización de dichos experimentos a aquellas típicas dentro de cada uno de los cuatro ambientes estudiados (talar y estepa en Magdalena y espinal y estepa en Guatraché). Dado que en estos experimentos se analizó la respuesta ante los cantos emitidos, y no la degradación de los mismos al atravesar el ambiente, la decisión sobre cuáles son las zonas apropiadas para realizar estos experimentos se basó en el dialecto presente en cada zona, independientemente de que en la misma la vegetación pueda haber sido modificada por el hombre. Como resultado, las zonas consideradas fueron las mismas que en los experimentos de transmisión pero sin descartar las partes en las cuales la vegetación fue modificada (ver sección 3.2.1 del capítulo 3). Dentro de dichas zonas, la ubicación de los sujetos experimentales no se eligió al azar como en los experimentos de transmisión, ya que la misma debió ser elegida *in situ* teniendo en cuenta varios criterios específicos. Por un lado, debían identificarse puntos en los cuales hubiese un macho de chingolo defendiendo activamente un territorio. En segundo lugar, los territorios a utilizar debían poseer ciertas características necesarias para la realización de los experimentos, como por ejemplo no tener una vegetación demasiado densa que imposibilitase observar la respuesta de los sujetos experimentales, pero a la vez incluir vegetación que pudiese servir como percha a diferentes distancias del punto de colocación del parlante para poder evaluar el acercamiento al mismo como parte de la respuesta. Por último, dado que el diseño de los experimentos de playback implicó acceder

varias veces a cada uno de los territorios (en cinco ocasiones como mínimo, ver más abajo), la elección se basó también en su facilidad de acceso.

En base a los criterios mencionados, se eligieron en cada ambiente nueve territorios de chingolo. En cada uno de ellos se capturó al macho con una red de neblina, se le colocó un anillo de color y se lo liberó. El anillo cumple la función de permitir diferenciar al macho de la hembra o los juveniles presentes en el territorio, así como de machos vecinos que ocasionalmente pueden estar cerca o dentro del territorio del sujeto experimental. Cierta proporción de los machos anillados abandona el territorio, o es desplazado del mismo, en el tiempo que transcurre entre su captura y el inicio del experimento de playback, o entre las distintas sesiones de dicho experimento. Debido a esto, en realidad para realizar el experimento completo con nueve machos en cada territorio fue necesario capturar y anillar entre 12 y 21 machos de chingolo en cada ambiente.

Cada uno de los sujetos experimentales fue además grabado, para lo que se utilizó un grabador Marantz PMD222 y un micrófono preamplificado direccional Senheiser ME66.

4.2.2 - Diseño experimental

Cada sujeto experimental fue expuesto a cuatro sesiones de playback, incluyendo cada una de ellas un tipo de estímulo diferente: a) un canto no degradado del ambiente del sujeto experimental (canto nativo no degradado), b) el mismo canto del punto anterior degradado siguiendo el patrón típico de degradación del ambiente del sujeto experimental (reverberado en los ambientes cerrados y con fluctuaciones irregulares de amplitud en los ambientes abiertos; canto nativo degradado), c) un canto no degradado del otro ambiente presente en el área de estudio (canto no nativo no degradado), y d) el mismo canto del punto anterior degradado siguiendo el patrón típico de degradación del ambiente del sujeto experimental (canto no nativo degradado). Cada sesión consistió en la emisión, dentro del territorio del sujeto experimental, de un estímulo formado por uno de los cuatro tipos de canto mencionados arriba repetido 13 veces a lo largo de 3 minutos. La razón por la cual se emitió una serie de cantos en lugar de un único canto se relaciona con que diversos estudios han mostrado que la degradación de la señal puede ser utilizada por las aves para estimar la distancia a la que se encuentra el emisor (Richards 1981, Morton et al. 1986, Naguib 1995, Nelson & Stoddard 1998, Naguib et al. 2000). Debido a esto, la utilización de un único canto

podría generar una menor respuesta ante cantos degradados simplemente porque el receptor podría estimar erróneamente que los cantos degradados provienen de un emisor a mayor distancia que la real (Richards 1981). El diseño utilizado, en cambio, les permite a los sujetos experimentales definir la posición del parlante por triangulación, y por lo tanto en caso de registrarse una menor respuesta ante los estímulos degradados, la misma puede atribuirse a una falta de detección, reconocimiento y/o decodificación de la señal. Por otro lado, el orden de presentación de los estímulos se eligió al azar en cada caso para evitar posibles sesgos ocasionados por la habituación, la sensibilización o el condicionamiento de los sujetos experimentales.

El diseño experimental utilizado implicó la realización de 144 sesiones de playback (cuatro sesiones con cada uno de los nueve sujetos experimentales de cada ambiente). Este diseño permitió evaluar en primer lugar si la degradación impuesta por los ambientes típicos de cada área afecta la comunicación en el chingolo, mediante la evaluación de una respuesta diferencial ante cantos degradados y no degradados (es decir mediante la comparación de las respuestas ante el canto nativo degradado y no degradado y ante el canto no nativo degradado y no degradado). Por otro lado, el mismo experimento permitió evaluar si la comunicación mejora por la adaptación de la estructura del canto al ambiente y la consecuente disminución del efecto negativo de la degradación. Esto se analizó mediante la comparación de la respuesta ante el canto nativo degradado y el canto no nativo degradado (dado que el primero está degradado con el tipo de degradación al cual supuestamente está adaptado y el segundo no).

Para evitar la pseudoreplicación, cada sujeto experimental de un dado ambiente fue expuesto a cantos diferentes, dado que desde un punto de vista estricto si se utiliza el mismo canto como estímulo para varios individuos éstos dejan de ser puntos de comparación independientes (Hurlbert 1984, Kroodsma 1986, 1989a, 1989b, 1990, Searcy 1989, Kroodsma et al. 2001, Wiley 2003). Por lo tanto, dado que se utilizaron nueve individuos en cada ambiente, en cada área se eligieron nueve cantos de cada dialecto y se armaron nueve pares de cantos, cada uno conteniendo un canto del ambiente cerrado y uno del ambiente abierto. Cada uno de estos pares de cantos fue utilizado para un sujeto de cada ambiente del área, presentándose ambos cantos a cada uno de ellos tanto en su versión no degradada como en la versión degradada utilizando el tipo de degradación característica del ambiente del sujeto (obteniéndose así los cuatro tipos de estímulo descritos en el primer párrafo de esta sección).

Los cantos utilizados se eligieron entre las grabaciones realizadas en los estudios de ambas áreas, es decir en 1987 y 2000 en Magdalena (Tubaro et al. 1993, Kopuchian et al. 2004) y en 2003 en Guatraché (parte de este estudio). El hecho de utilizar cantos grabados en años anteriores disminuye la probabilidad de que la familiaridad de los sujetos experimentales con el estímulo afecte su respuesta ante el playback (Nelson & Soha 2004). La elección de los cantos se realizó siguiendo los criterios que se describieron en los experimentos de transmisión (ver la sección 3.2.2 del capítulo 3). De hecho, se eligieron los mismos cinco cantos de cada ambiente que habían sido utilizados para los experimentos de transmisión, a los que se les sumaron cuatro cantos elegidos siguiendo los mismos criterios (el Apéndice 1 incluye las principales características de los cantos seleccionados y sus espectrogramas). El intervalo de trino fue en promedio 122 ms en los cantos elegidos del talar, 58 ms en los de la estepa de Magdalena, 71 ms en los del espinal y 130 ms en los de la estepa de Guatraché. La comparación de estos valores con los intervalos de trino promedio de cada uno de los ambientes (95 ms en el talar, 69 ms en la estepa de Magdalena, 75 ms en el espinal y 130 ms en la estepa de Guatraché) muestra claramente que en los cantos elegidos se mantuvo (e incluso aumentó) la diferencia existente en el intervalo de trino entre los cantos de los ambientes de cada área. Esto es sumamente importante, ya que es necesario para poder aplicarle a cada canto la degradación para la cual su estructura está supuestamente adaptada y la degradación para la cual no lo está.

Todos los cantos elegidos fueron filtrados con el programa Raven 1.2 (Charif et al. 2004), eliminando las frecuencias menores a 2.000 Hz y mayores a 9.500 Hz para disminuir el ruido de fondo y eliminar los sonidos producidos por anfibios e insectos.

La degradación de los cantos se realizó utilizando el programa Sound Edit Pro, version 2. El hecho de haber realizado la modificación de los estímulos por computadora, en lugar de hacerla por emisión y re-grabación de los cantos en un ambiente natural, permite eliminar fuentes de degradación no deseadas, mantener una relación señal/ruido alta y evitar la atenuación de la señal (Naguib et al. 2000). Para la degradación por reverberación se utilizó la opción “Eco”, con un retraso con respecto a cada nota de 12,5 ms y una intensidad del 50% del valor de dicha nota. La degradación por fluctuaciones irregulares de amplitud consistió en una disminución de la intensidad de la señal, aplicada independientemente en el tema y en el trino. Dicha disminución fue gradual, llevándose la amplitud a un 10% de su valor en el pico de disminución, y duró entre un 25% y un 75% de la extensión de cada una de las dos partes

del canto, determinándose al azar tanto la posición del pico como la duración (restringiendo la posición del pico de manera tal que toda la duración de la disminución de amplitud quede dentro la porción del canto correspondiente). En la Figura 4.1 se muestran a modo de ejemplo un canto de talar y un canto de la estepa de Magdalena, tanto en su versión sin degradar como degradados por reverberación y fluctuaciones irregulares de amplitud.

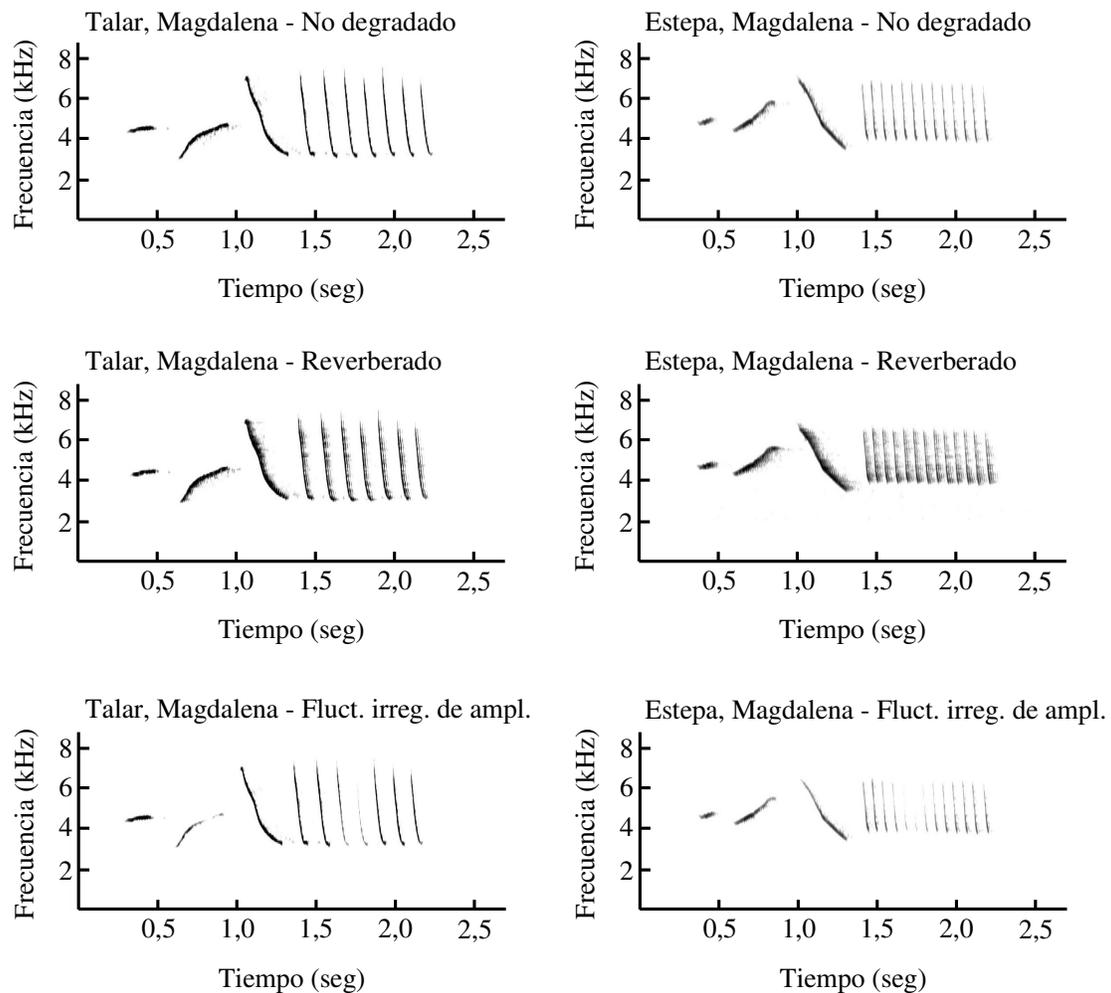


Figura 4.1 - Dos de los cantos utilizados como estímulo en Magdalena (izquierda: talar, derecha: estepa) en sus versiones no degradada (arriba), degradada por reverberación (centro) y degradada por fluctuaciones irregulares de amplitud (abajo).

Con el objetivo de determinar la magnitud de la degradación introducida en los estímulos, se escogieron cinco de los nueve cantos utilizados de cada ambiente y se los analizó siguiendo la misma metodología que en el experimento de transmisión descrito en el capítulo anterior (ver sección 3.2.3). Este análisis mostró que los niveles de reverberación y fluctuaciones irregulares de amplitud generados fueron levemente superiores al promedio sufrido por los cantos al atravesar el ambiente en los experimentos de transmisión, siendo comparables con los niveles introducidos en los sitios de cada ambiente en los que la degradación fue mayor. En el caso de la reverberación, la amplitud en la cola de las notas del trino fue en promedio 0,83 veces la presente en el punto de mayor amplitud de la señal. Este valor es superior a la proporción promedio obtenida en los cantos transmitidos en los ambientes cerrados, que tuvieron proporciones de 0,72 en el talar y 0,69 en el espinal (en el punto de 25 metros, que fue el de mayor reverberación; ver Figura 3.8, pág 59). Este valor es comparable, sin embargo, con el obtenido en los sitios de cada uno de los dos ambientes en los que se generó un mayor nivel de reverberación (0,77 en el talar y 0,76 en el espinal, datos no mostrados). En relación a las fluctuaciones irregulares de amplitud, el coeficiente de variación entre las porciones del trino en los estímulos luego de la degradación fue 0,34. Este valor es superior al promedio obtenido a los 50 metros de re-grabación en los experimentos de transmisión en los ambientes abiertos (0,22 en la estepa de Magdalena y 0,25 en la de Guatraché). Sin embargo, este nivel de fluctuaciones de amplitud fue el que se generó luego de 50 metros en los sitios con mayores intensidades de viento (aquellos con vientos superiores a los 10 km por hora; ver Figura 3.7, pág. 58). Este análisis mostró, por lo tanto, que el nivel de degradación introducido en los estímulos fue comparable a aquel experimentado por los cantos en aquellos sitios o situaciones en donde más se degradan las señales acústicas en los ambientes en estudio. Esto permite evaluar el efecto de la degradación sobre la comunicación de manera apropiada, ya que implica utilizar un nivel significativo de degradación pero no generar estímulos degradados en mayor medida que lo que puede modificarse naturalmente un canto en los ambientes estudiados.

4.2.3 - Realización del playback: emisión de los estímulos y medición de la respuesta

Luego de transcurrido al menos un día desde la captura de los sujetos experimentales, se los sometió a las cuatro sesiones de playback, dejando pasar al menos 24 horas entre sesiones consecutivas (siempre que fue posible se realizaron las cuatro sesiones en días consecutivos, pero en algunos casos esto no fue posible por cuestiones prácticas o climáticas, o porque el

individuo no pudo ser detectado en algún día en particular). Para minimizar el posible efecto de factores climáticos sobre el nivel de respuesta, las sesiones se hicieron durante la mañana o la tarde, pero no durante las horas de mayor calor del mediodía (excepto en días nublados o relativamente frescos).

Todos los cantos en sus versiones degradadas y no degradadas se grabaron en CD. El equipo de emisión de los estímulos fue el mismo que el utilizado para los experimentos de transmisión, es decir que estuvo formado por un discman Daihatsu D-CD75 conectado a un amplificador Pioneer GM-X302 (alimentado por una batería de motocicleta) que a su vez estaba conectado a un parlante JBL ubicado sobre un trípode a 1,8 metros de altura (Figura 4.2). El parlante se ubicó dentro del territorio del sujeto experimental, lo más cerca posible del centro del mismo, y la posición se mantuvo constante en las cuatro sesiones. El volumen del equipo de emisión fue el mismo en todos los casos. La observación se realizó desde el sitio en donde se encontraba el discman, de manera tal de poder comenzar y finalizar la emisión de la serie de cantos sin tener que cortar la observación del comportamiento del sujeto experimental. Debido a esto, y para minimizar la perturbación generada por la presencia de los observadores, la caja conteniendo el discman, el amplificador y la batería estaba conectada al parlante por un cable de 30 metros de longitud, que permitió mantener una distancia de entre 10 y 25 metros entre los observadores y el parlante (el punto al que teóricamente se aproxima el sujeto experimental durante la respuesta).

La actividad de los sujetos experimentales se observó durante los dos minutos previos a la emisión del playback, durante los tres minutos de duración del mismo y durante los seis minutos posteriores a la estimulación. La actividad previa se midió para contar con una medición de la actividad basal de los sujetos experimentales antes de cada sesión. Esto es importante por dos razones: por un lado para poder analizar la presencia de una respuesta ante la estimulación, es decir un aumento de la actividad como resultado de la misma, y por otro lado para poder descartar, en caso de obtener diferencias en la respuesta ante distintos estímulos, que las mismas se deban a diferencias en la actividad basal previa al playback. Durante la observación de los sujetos experimentales se contó con la ayuda de asistentes que se ocuparon de registrar los datos en las planillas. Un asistente diferente participó en las sesiones realizadas en cada ambiente (Pilar Benites en el talar, Ana Barreira en la estepa de Magdalena, Nicolás Nieto Moreno en el espinal y Matías Grodzielski en la estepa de Guatraché). El hecho de haber contado con distintos asistentes en cada ambiente no afectó la



Figura 4.2 - Equipo utilizado para la emisión de los estímulos en los experimentos de playback. En primer plano se observa el discman conectado al amplificador, que a su vez es alimentado por una batería de auto, y al fondo el parlante puesto sobre un trípode a 1,8 metros de altura. El amplificador y el parlante están conectados por un cable de unos 30 metros de longitud, que permite manejar el equipo y realizar la observación a una distancia que afecte lo menos posible la conducta de los sujetos experimentales

toma de datos ni los resultados debido a que por un lado el rol de los mismos se limitó principalmente al registro de los datos (sin involucrar el seguimiento de los sujetos experimentales) y por otro lado la mayor parte de las comparaciones se realizaron entre las diferentes sesiones de estimulación de cada individuo (ver sección siguiente), y en todos los casos el asistente fue el mismo en las cuatro sesiones a las que se sometió a cada uno de ellos.

Para determinar la actividad de los sujetos experimentales se utilizaron las siguientes cuatro variables: tasa de canto, tasa de vuelo, distancia al parlante y latencia de vuelo. Para determinar las tasas se registraron todos los cantos y todos los vuelos ocurridos durante los 11 minutos de la sesión, separados en bloques de un minuto. La distancia al parlante se determinó cada 15 segundos, y se categorizó como: distancia mayor a seis metros (valor = 3), distancia entre tres y seis metros (valor = 2) y distancia menor a tres metros (valor = 1). A partir de estos datos se estableció la distancia mínima al parlante alcanzada por cada sujeto experimental en cada uno de los 11 minutos de observación. Para minimizar el error en la estimación de la distancia durante la sesión, antes del comienzo de la misma se midió con una cinta métrica la distancia entre el parlante y distintos puntos orientadores a su alrededor (vegetación, postes de alambrado, etc.), que indicasen la posición de tres y seis metros (Figura 4.3). La latencia de vuelo consistió en el tiempo transcurrido hasta el primer vuelo luego de la emisión del primer canto de la serie de estímulos. Las respuestas de las hembras y las crías no fueron consideradas.



Figura 4.3 - Pilar Benites, la asistente en las sesiones de playback realizadas en el talar de Magdalena, tomando una medición detrás del parlante antes del comienzo de la sesión de estimulación para determinar la distancia entre el mismo y la vegetación circundante.

4.2.4 - Análisis estadístico

Debido a que, como suele ocurrir en estudios de comportamiento a campo, hubo un número relativamente bajo de individuos por ambiente (nueve en cada uno, 36 en total), y que además en muchos casos las variables consideradas no presentaban una distribución normal u homogeneidad de varianzas, se utilizó estadística no paramétrica en el análisis de los datos de los experimentos de playback. Dichos análisis se realizaron utilizando el programa Statistica version 6 (StatSoft 2001) y en todos los casos fueron a dos colas.

En primer lugar se analizó de manera gráfica la actividad de los sujetos experimentales a lo largo de las sesiones de playback, considerando por un lado la actividad en cada ambiente y por el otro la actividad ante cada uno de los cuatro tipos de estímulo utilizados (nativo no degradado, nativo degradado, no nativo no degradado y no nativo degradado). Para ello, se graficó la tasa de canto, la tasa de vuelo y la distancia mínima al parlante en función del tiempo, lo que permitió tener una idea del patrón de respuesta obtenido y de la posible existencia de diferencias en dicho patrón entre los ambientes o ante diferentes tipos de estímulo. La latencia de vuelo no se consideró en esta primera parte del análisis debido a que no es una variable que se haya medido a lo largo del tiempo.

El análisis gráfico de la respuesta se complementó con un análisis estadístico para evaluar la existencia de diferencias significativas entre la actividad previa a la estimulación y la actividad durante y después de la misma, analizando específicamente qué variables mostraron dichas diferencias y en qué momento de la sesión. Este análisis se realizó para cada uno de los cuatro tipos de estímulo por separado, en cada una de las dos áreas de estudio. Para esto, se dividieron en primer lugar los 11 minutos de la sesión en cuatro bloques: los dos minutos previos al playback, los tres minutos de duración del playback, los primeros tres minutos posteriores al playback y los últimos tres minutos posteriores al playback. Luego se evaluó la existencia de diferencias en la actividad de los sujetos experimentales para cada una de las tres variables mencionadas (tasa de canto, tasa de vuelo y distancia mínima al parlante) entre los cuatro bloques temporales a través de la prueba de Friedman. En caso de detectarse diferencias significativas entre los bloques, se realizaron contrastes mediante la prueba de Wilcoxon entre la actividad previa a la estimulación y la actividad en cada uno de los otros tres bloques temporales. La utilización de estas pruebas es adecuada para este tipo de diseño de medidas repetidas, ya que se basa en la comparación de las variables entre las diferentes sesiones a las que fue expuesto cada sujeto experimental, pero sin comparar la respuesta de

diferentes individuos entre sí, evitando por lo tanto el oscurecimiento de los resultados que podrían generar las diferencias interindividuales.

En uno de los estudios de playback realizados previamente en esta especie se detectó una correlación negativa entre la tasa de vuelo y la tasa de canto, lo que indicó que algunos sujetos experimentales tendieron a responder a través de una respuesta de vuelo y otros a través de una respuesta de canto (Lijtmaer 2001). La presencia de este tipo de comportamiento puede dificultar el análisis de la respuesta utilizando las variables individuales, y puede ser conveniente por lo tanto generar índices de respuesta que combinen diferentes variables. Para evaluar si hubo diferencias de este tipo en la respuesta se realizaron dos tipos de correlaciones de Spearman entre la tasa de vuelo y la tasa de canto (en ambos casos considerando los vuelos y cantos realizados a partir de la emisión del primer estímulo). Por un lado se realizó este análisis utilizando la respuesta a cada una de las sesiones independientemente, para analizar si en cada una de ellas hubo una asociación entre estas tasas. Por otro lado, se realizó el análisis por individuo, sumando los vuelos y cantos realizados ante los cuatro estímulos que recibió cada uno, con el fin de evaluar si hubo diferencias en el tipo de respuesta que la estimulación generó en cada sujeto.

Teniendo en cuenta los cuatro tipos de variables de respuesta medidos, y considerando el hecho de que tres de ellas se separaron en bloques de tres minutos, se contó en realidad con un total de 10 variables: tasa de vuelo, tasa de canto y distancia al parlante, cada una de ellas medida durante la emisión del playback, en los tres primeros minutos después del playback y en los tres últimos minutos luego del playback, más la latencia de vuelo. No se incluye en esta lista a las variables registradas en los dos minutos previos al playback debido a que no constituyen variables de respuesta, sino únicamente mediciones que permiten comparar la respuesta con la actividad basal de los sujetos experimentales. Debido a este considerable número de variables, para evaluar la presencia de diferencias de respuesta ante distintos estímulos se transformó a las variables a través de un análisis de componentes principales. Este análisis permite resumir la información de las variables originales en una menor cantidad de variables nuevas e independientes entre sí. Esta transformación es conveniente especialmente en casos como este, en el cual es importante tener una medición integral de la respuesta pero no se requiere conocer cuáles de las variables originales son responsables de la misma. De hecho, es común la utilización de análisis de componentes principales para estudiar la respuesta a la estimulación en experimentos de playback (por ejemplo Naguib

1995). El análisis se realizó de manera independiente con los datos de Magdalena y Guatraché, obteniéndose por lo tanto diferentes factores de respuesta en cada área. Para realizar el análisis se estandarizaron previamente las variables y se utilizó la opción de rotación varimax normalizada, que permite obtener un patrón más claro de carga de las variables en los factores, maximizando las diferencias entre los mismos (Tabachnick & Fidell 1996).

Utilizando los factores obtenidos en el análisis de componentes principales, y antes de realizar la comparación de las respuestas ante los cantos degradados y no degradados, se analizaron tres efectos que podrían afectar la respuesta de los sujetos experimentales. En primer lugar, aún cuando el orden de presentación de los estímulos se definió al azar en cada serie, se evaluó mediante la prueba de Friedman si hubo un efecto del orden de presentación sobre el nivel de respuesta. Por otro lado, se analizó el posible efecto de la similitud entre el estímulo y el canto propio de los sujetos experimentales. Para ello se realizó una correlación de Spearman entre los niveles de respuesta y la similitud entre los estímulos utilizados y el canto de cada individuo. Se analizó una posible influencia de la similitud del tema, del trino y del canto en su versión completa. Para poder realizar este análisis, las grabaciones del canto de los sujetos experimentales fueron digitalizadas utilizando el programa Raven 1.3 (Charif et al. 2007) a una tasa de 22.050 Hz, y el valor de similitud entre pares de cantos (o sus partes constitutivas) se obtuvo a través de la función “correlación de espectrogramas” del mismo programa (siguiendo la metodología descrita en la página 55 de la sección 3.2.3 del capítulo 3). Por último, dado que estudios previos han mostrado que varias especies de aves, incluyendo el chingolo, responden más ante cantos del dialecto propio que ante cantos de dialectos ajenos (Lemon 1967, Harris & Lemon 1974, Petrinovich & Patterson 1981, Lijtmaer 2001) se comparó la respuesta ante los cantos no degradados del dialecto nativo y no nativo. Esto es relevante aún cuando las comparaciones entre los cantos degradados y los no degradados hayan sido realizadas entre las dos versiones del canto nativo y entre las dos del canto no nativo (pero nunca de manera “cruzada”), ya que una respuesta muy débil ante los estímulos del dialecto no nativo podría dificultar la detección del efecto de la degradación en dicho canto. Si bien la presencia de diferencias ante los estímulos nativos y no nativos puede verse gráficamente en el análisis general de la respuesta, se la evaluó además estadísticamente a través de la prueba de Wilcoxon.

Luego de estos tres análisis, para cumplir el principal objetivo de esta parte de la tesis, es decir evaluar si la degradación afecta a la comunicación en esta especie, se analizó si hubo diferencias en la respuesta ante las simulaciones de invasiones territoriales realizadas con cantos en su versión normal y aquellas realizadas con cantos degradados. Para ello se comparó la respuesta ante los cantos nativos degradados y no degradados y ante los cantos no nativos degradados y no degradados. Dichas comparaciones se realizaron utilizando la prueba de Wilcoxon.

Por otro lado se realizaron comparaciones tendientes a determinar si en el caso de que hubiese una menor respuesta ante los cantos degradados, la disminución en la misma fue diferente dependiendo de si el canto sufrió un tipo de degradación para el cual en teoría está adaptado o un tipo de degradación para el cual no lo está. Para ello se comparó la respuesta ante los cantos nativos degradados y los cantos no nativos degradados, relativizando las respuestas a aquellas obtenidas ante la versión no degradada de cada canto, ya que es esperable que los sujetos experimentales respondan de diferente manera ante cantos de distintos dialectos (Lemon 1967, Harris & Lemon 1974, Petrinovich & Patterson 1981). Esta comparación permite establecer si la adaptación del canto a cada ambiente efectivamente disminuye los efectos negativos de la degradación al atravesar dicho ambiente.

Por último, se comparó la actividad de los sujetos experimentales antes del playback con el objetivo de descartar que la existencia de diferencias en la actividad basal de los mismos pudiese influir sobre las respuestas ante la estimulación. Esta comparación también se realizó utilizando la prueba de Wilcoxon.

4.3 - Resultados

Dos de los sujetos experimentales fueron eliminados del conjunto de datos analizado. Uno de ellos, perteneciente al espinal, cambió ligeramente la ubicación de su territorio luego de las dos primeras sesiones de estimulación. Esto se evidenció porque dejó de estar en los puntos del territorio en donde habitualmente se lo encontraba, estando presente a algunos metros de distancia. De hecho, la posición del parlante, que debía mantenerse fija en todas las sesiones de estimulación, quedó fuera del nuevo territorio, por lo que se decidió excluir a este sujeto del conjunto de datos. El otro individuo eliminado fue uno de los de talar. En este caso, el sujeto respondió ante el primer estímulo, pero a partir de la segunda sesión, si bien mostró

cierto nivel de respuesta, permaneció siempre oculto, imposibilitando verificar a través del anillo que efectivamente se tratase del sujeto experimental. Dado que tenía una familia muy numerosa, y por lo tanto no se puede descartar que en realidad parte de los cantos o vuelos registrados dentro del arbusto en el que se mantenía oculto pertenezcan a otro macho del grupo, se decidió eliminar también a este sujeto del conjunto de datos. De esta manera, los análisis se realizaron en base a ocho individuos en cada uno de los ambientes cerrados y nueve en cada uno de los ambientes abiertos.

El análisis de la actividad de los sujetos experimentales durante las sesiones de playback mostró que hubo un alto nivel de respuesta ante la estimulación. Al observar en primera instancia la actividad independientemente del tipo de estímulo utilizado, se puede notar que el patrón de respuesta fue similar en los cuatro ambientes, aún cuando hubo algunas diferencias en la magnitud de la misma (Figura 4.4). La tasa de vuelo aumentó rápida y notoriamente como consecuencia de los estímulos, y tuvo su mayor valor durante los 3 minutos de emisión del playback, disminuyendo gradualmente durante el período posterior a la estimulación. La tasa de canto subió más lenta y gradualmente luego de la emisión del primer estímulo, y de hecho alcanzó en general su máximo valor durante los primeros minutos posteriores a la estimulación, manteniéndose relativamente alta durante todo el período posterior al playback (aunque en los últimos minutos comenzó a descender lentamente). Por último, se puede observar que en todos los ambientes (aunque en la estepa de Magdalena en menor medida) los sujetos experimentales se acercaron al parlante luego de percibir los estímulos, alcanzando el mínimo de distancia durante el período de emisión de los estímulos y alejándose luego nuevamente de manera gradual. Este último resultado es consistente con la mayor tasa de vuelo registrada durante el período de emisión del playback.

Por otro lado, el análisis de la respuesta ante los diferentes tipos de estímulo (nativo degradado, nativo no degradado, no nativo degradado y no nativo no degradado), realizado independientemente del ambiente, mostró que en ambas áreas los chingolos respondieron ante los cuatro tipos de canto, y que lo hicieron siguiendo el mismo patrón de respuesta (Figura 4.5). Si bien el análisis cuantitativo y estadístico sobre las diferencias en la respuesta ante los distintos estímulos se reporta más adelante, los gráficos permiten ver una tendencia a una mayor variabilidad de respuesta en Magdalena dependiendo del estímulo, en comparación con una respuesta más homogénea e independiente del estímulo en Guatraché.

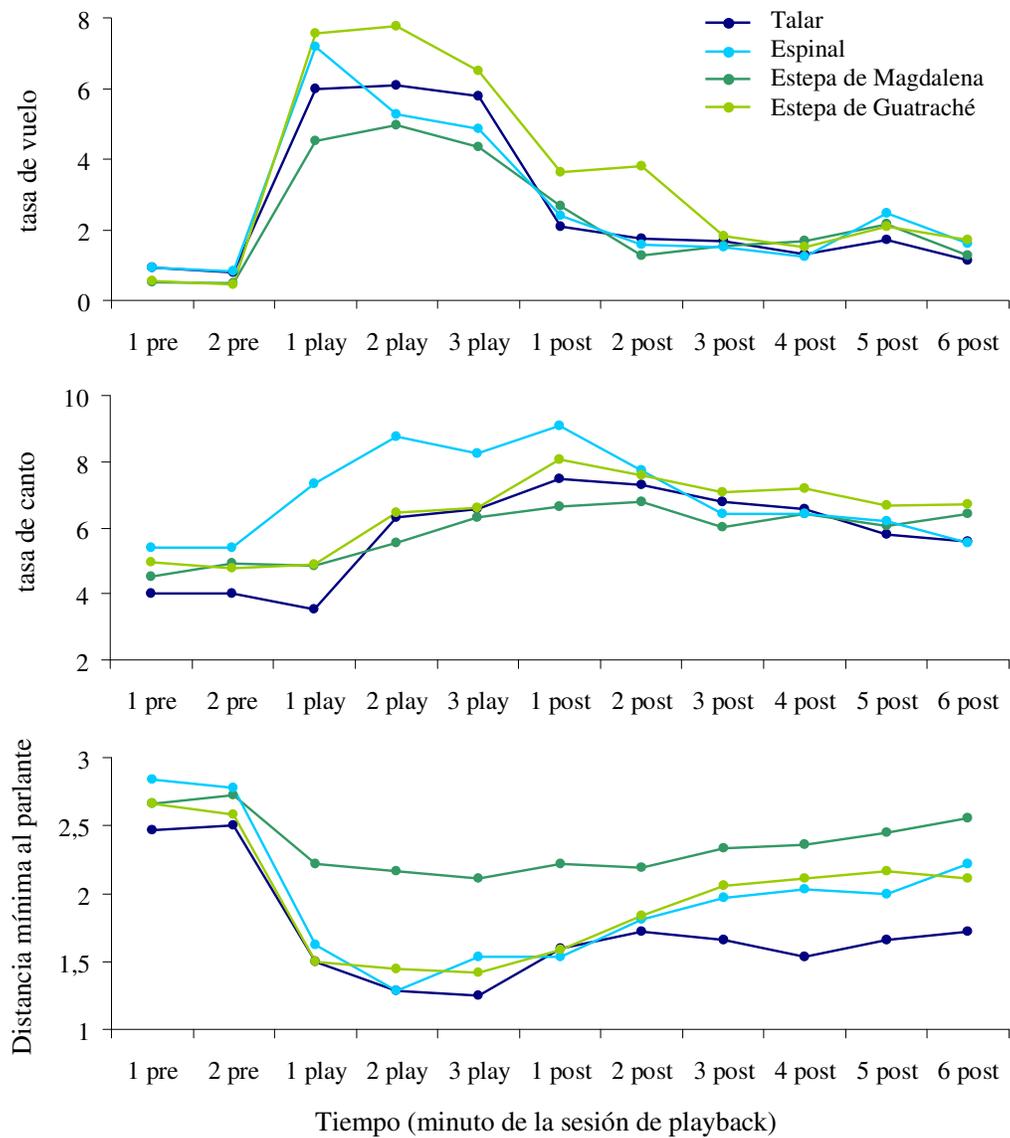


Figura 4.4 - Actividad de los sujetos experimentales durante los 11 minutos de duración de las sesiones de playback en cada uno de los ambientes. Se muestra la tasa de vuelo (arriba), la tasa de canto (centro) y la distancia mínima al parlante (abajo). En todos los casos, en cada ambiente se obtuvo el promedio de actividad de los sujetos experimentales independientemente del estímulo utilizado. pre = período de dos minutos previo a la emisión del playback; play = período de tres minutos durante el cual se emitió el playback; post = período de seis minutos posterior a la emisión del playback.

La prueba de Friedman confirmó que, tal como muestran los gráficos, hubo una respuesta muy significativa a la estimulación. En las dos áreas de estudio las tres variables medidas a lo largo de las sesiones mostraron diferencias significativas en ambos ambientes y con los cuatro tipos de estímulo al comparar los cuatro bloques temporales (dos minutos previos a la emisión del playback, tres minutos de emisión del mismo, primeros tres minutos luego de la emisión y

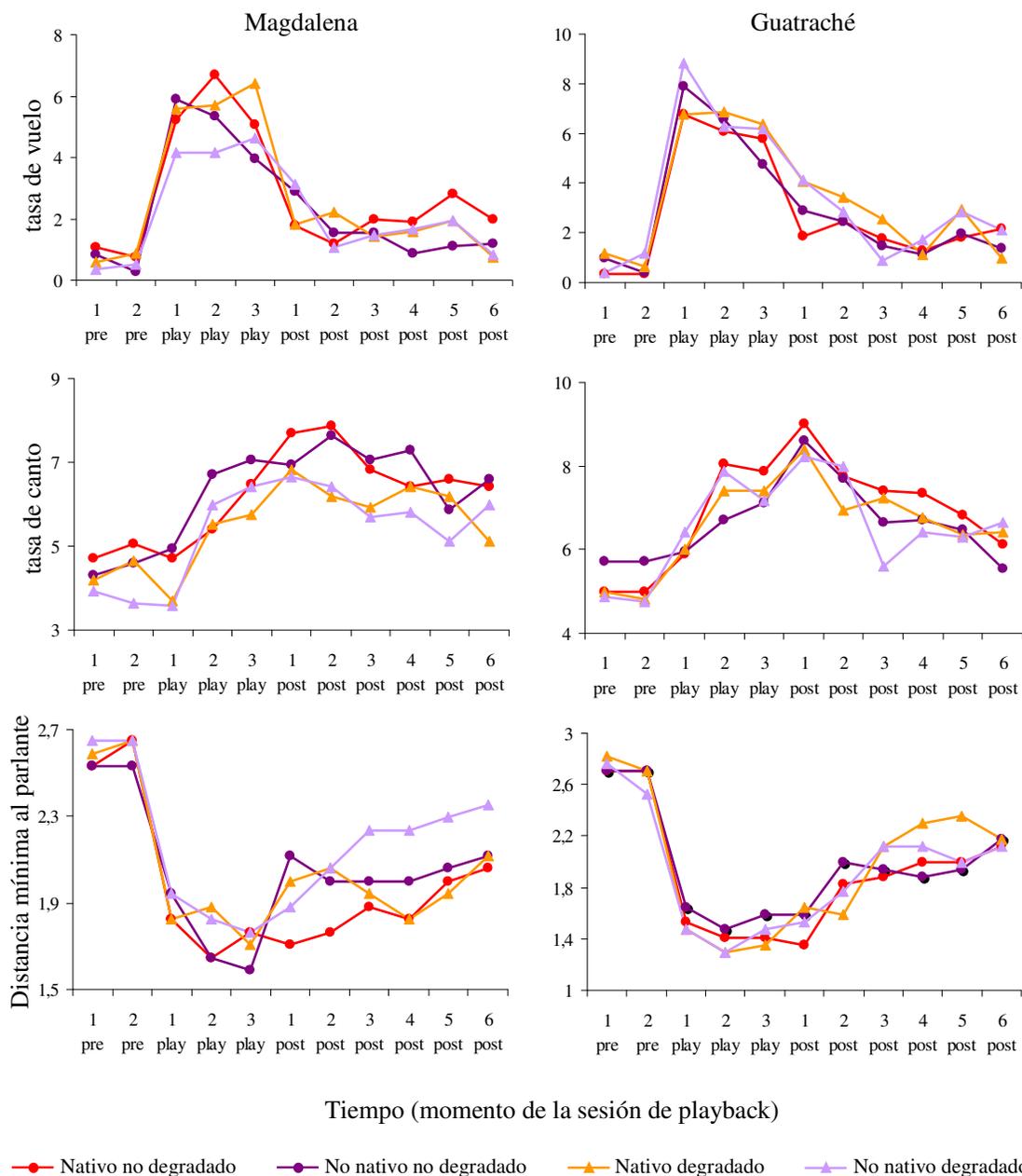


Figura 4.5 - Actividad de los sujetos experimentales durante los 11 minutos de duración de las sesiones de playback ante cada uno de los tipos de estímulo, separados en las dos áreas de estudio (izquierda: Magdalena, derecha: Guatraché). Se muestra la tasa de vuelo (arriba), la tasa de canto (centro) y la distancia mínima al parlante (abajo). En todos los casos, en cada área se obtuvo el promedio de actividad de los sujetos experimentales ante cada uno de los tipos de estímulo independientemente del ambiente. pre = período de dos minutos previo a la emisión del playback; play = período de tres minutos durante el cual se emitió el playback; post = período de seis minutos posterior a la emisión del playback.

últimos tres minutos luego de la emisión; $p < 0,02$ en todas las comparaciones, siendo en la mayoría de los casos $< 0,001$). Los contrastes realizados posteriormente utilizando la prueba de Wilcoxon mostraron la existencia de diferencias significativas entre la actividad previa a la estimulación y la actividad posterior a la misma. La tasa de vuelo difirió significativamente en todas las comparaciones entre el período previo al playback y el período durante el cual se emitió la estimulación ($p < 0,001$ en todos los casos), habiéndose registrado también diferencias en algunos casos con alguno de los dos bloques posteriores al playback. La tasa de canto, en cambio, difirió significativamente en todas las comparaciones entre el período previo al playback y los primeros tres minutos posteriores a su emisión ($p < 0,01$ en todos los casos) y en la mayoría de las veces también entre el período previo a la estimulación y los últimos tres minutos posteriores al playback. Solamente en algunos casos se registró una tasa de canto significativamente mayor durante el período de emisión del playback que durante el período previo a la misma. Por último, los chingolos se acercaron significativamente al parlante en todos los casos durante el período de emisión del playback (distancia menor que antes de su emisión, $p < 0,01$ en todas las comparaciones), manteniéndose en algunos casos más cerca también durante el período posterior a la emisión del estímulo. Los patrones descritos en base a los resultados estadísticos confirman lo observado en el análisis gráfico (ver Figuras 4.4 y 4.5).

La correlación entre la tasa de vuelo y la tasa de canto llevada a cabo tomando cada una de las sesiones independientemente mostró una asociación positiva significativa ($p = 0,01$; Figura 4.6, izquierda). Esto muestra que en las sesiones en las que hubo mayores respuestas, las mismas incluyeron valores altos de ambas tasas, y que no hubo una tendencia a responder a través de una respuesta primordialmente de vuelo en algunas sesiones y de canto en otras. El mismo resultado se obtuvo al analizar la correlación entre las tasas sumando todas las sesiones de cada individuo (asociación positiva entre las tasas, $p = 0,02$), lo que indica que aquellos individuos más “respondedores” volaron más y cantaron más, y que no hubo individuos que tendieron a responder mayormente a través de un aumento de sus vuelos y otros a través de un aumento de sus cantos (Figura 4.6, derecha).

El análisis de componentes principales, realizado por separado en Magdalena y Guatraché, extrajo en ambos casos cuatro factores con autovalores (eigenvalues) mayores a 1. En Magdalena, cada uno de los factores se relacionó con uno de los cuatro tipos de variables consideradas: el factor 1 correlacionó positivamente con la distancia al parlante durante los

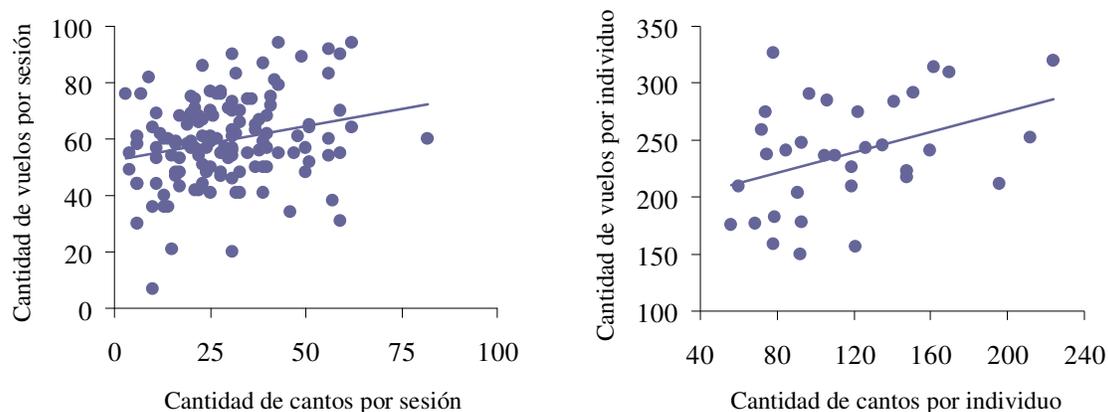


Figura 4.6 - Asociación entre las tasas de vuelo y canto. Izquierda: asociación positiva entre la cantidad de vuelos y la cantidad de cantos registrados en cada sesión de playback luego de emitido el primer estímulo. Derecha: asociación positiva entre la cantidad total de vuelos y la cantidad total de cantos realizados por cada individuo, también luego de emitido el primer estímulo, sumando las respuestas ante los cuatro tipos de estimulación.

tres minutos de emisión del playback y los seis minutos posteriores, el factor 2 mostró una asociación positiva con la tasa de canto durante el playback y los tres primeros minutos posteriores al mismo, el factor 3 correlacionó positivamente con la tasa de vuelo durante los seis minutos posteriores al playback y el factor 4 mostró una correlación positiva con la latencia de vuelo (Tabla 4.1). Entre los cuatro factores explicaron un 77% de la variación total obtenida en la respuesta. En Guatraché, en cambio, no hubo una asociación tan clara entre los cuatro tipos de variables y los factores. El factor 1 correlacionó positivamente con la tasa de vuelo durante el playback, el factor 2 se asoció positivamente con la distancia al parlante durante los seis minutos posteriores al playback, y los factores 3 y 4 correlacionaron positivamente con la tasa de canto, estando el 3 asociado a dicha tasa durante el período posterior a la estimulación y el 4 durante el período de emisión del playback (Tabla 4.2). Ninguno de los factores en esta área mostró una correlación importante con la latencia de vuelo. En este caso, los cuatro factores explicaron un 72% de la variabilidad presente en el conjunto de datos.

Los análisis del efecto del orden de los estímulos, del efecto de la similitud entre el estímulo y el canto del sujeto experimental, y de las posibles diferencias en la respuesta evocada por cantos del dialecto nativo y no nativo mostraron que ninguno de estos tres factores tuvo una influencia en el nivel de respuesta, pudiéndose concluir por lo tanto que no generaron un

Variable	Factor 1	Factor 2	Factor 3	Factor 4
Tasa de vuelo play	-0,19	0,10	0,62	-0,58
Tasa de vuelo post 1-3	0,03	-0,08	0,81	-0,16
Tasa de vuelo post 4-6	0,15	0,08	0,82	0,26
Tasa de canto play	0,02	0,89	-0,05	0,08
Tasa de canto post 1-3	-0,05	0,86	0,10	-0,25
Tasa de canto post 4-6	0,10	0,46	-0,13	-0,65
Distancia al parlante play	0,87	-0,05	0,07	0,17
Distancia al parlante post 1-3	0,91	0,04	-0,01	-0,10
Distancia al parlante post 4-6	0,90	0,02	0,05	0,14
Latencia de vuelo	0,16	0,03	-0,05	0,83
Prop. de la varianza explicada	24,95	17,61	17,47	16,63

Tabla 4.1 - Carga de los factores del análisis de componentes principales realizado con los datos de Magdalena. Los cuatro factores que se incluyen en la tabla son los que tuvieron autovalores mayores a 1 (y son por lo tanto los que se utilizaron para los análisis posteriores). Están resaltadas, en cada factor, aquellas variables que poseen cargas con valores mayores a 0,7. play = período de tres minutos durante el cual se emitió el playback; post 1-3 = primeros tres minutos posteriores a la emisión del playback; post 4-6 = últimos tres minutos posteriores a la emisión del playback.

sesgo en los resultados obtenidos. En el caso del efecto del orden, la prueba de Friedman indicó que ni en Magdalena ni en Guatraché hubo diferencias significativas en el nivel de respuesta entre las cuatro posiciones ocupadas por los estímulos en la serie de estimulación ($p > 0,07$ para los cuatro factores del análisis de componentes principales en ambas áreas). Esto indica que no hubo ni una habituación, ni una sensibilización, ni un condicionamiento de los individuos al avanzar las sesiones de playback. Con respecto a la similitud entre el estímulo utilizado y el canto propio del sujeto experimental, no hubo una correlación significativa entre el índice de similitud y el nivel de respuesta ni al comparar el canto en su totalidad ni al correlacionar los temas y los trinos por separado (correlación de Spearman, $p > 0,1$ en todos los casos para los cuatro factores del análisis de componentes principales en ambas áreas). Esto muestra que los machos de chingolo no tendieron a responder más ante cantos más similares al propio. Por último, de manera consistente con lo que puede observarse en la Figura 4.5, los sujetos experimentales no mostraron una diferencia en el nivel de respuesta ante las versiones no degradadas de los estímulos nativos y no nativos (Wilcoxon, $p > 0,07$ en todos los factores en ambos ambientes). De este modo, dado que el nivel de respuesta fue alto en ambos casos, es apropiado utilizar tanto los cantos nativos como los no nativos para analizar el efecto de la degradación sobre la comunicación.

Variable	Factor 1	Factor 2	Factor 3	Factor 4
Tasa de vuelo play	0,75	-0,20	018	0,20
Tasa de vuelo post 1-3	0,68	0,04	0,13	0,01
Tasa de vuelo post 4-6	0,54	0,17	0,55	-0,02
Tasa de canto play	0,00	0,04	-0,02	0,89
Tasa de canto post 1-3	0,01	-0,14	0,78	0,30
Tasa de canto post 4-6	0,09	-0,09	0,80	-0,34
Distancia al parlante play	-0,51	0,59	-0,04	-0,31
Distancia al parlante post 1-3	0,01	0,90	-0,09	-0,06
Distancia al parlante post 4-6	-0,02	0,83	-0,03	0,18
Latencia de vuelo	-0,61	0,05	0,15	0,24
Prop. de la varianza explicada	19,60	19,42	16,42	12,32

Tabla 4.2 - Carga de los factores del análisis de componentes principales realizado con los datos de Guatraché. Los cuatro factores que se incluyen en la tabla son los que tuvieron autovalores mayores a 1 (y son por lo tanto los que se utilizaron para los análisis posteriores). Están resaltadas, en cada factor, aquellas variables que poseen cargas con valores mayores a 0,7. play = período de tres minutos durante el cual se emitió el playback; post 1-3 = primeros tres minutos posteriores a la emisión del playback; post 4-6 = últimos tres minutos posteriores a la emisión del playback.

La comparación de la respuesta de los sujetos experimentales ante los cantos en sus versiones degradada y no degradada mostró resultados diferentes en las dos áreas de estudio. En Magdalena se encontraron diferencias significativas en el factor 2 del análisis de componentes principales, siendo mayor la respuesta ante los estímulos no degradados que ante los degradados, tanto al comparar los estímulos nativos como los no nativos (Figura 4.7, Tabla 4.3). Dado que el factor 2 correlaciona positivamente con la tasa de canto durante la emisión del playback y los tres primeros minutos posteriores a la misma, se puede afirmar que la respuesta de canto fue mayor cuando la simulación de invasiones territoriales se realizó con estímulos no degradados. Los otros tres factores están relacionados con la respuesta de vuelo, ya que involucran la tasa de vuelo, la latencia de vuelo y el acercamiento al parlante. Esto indica que solamente hubo diferencias en el nivel de respuesta de canto ante estímulos degradados y no degradados, no habiéndose detectado dichas diferencias en la respuesta de vuelo. En Guatraché, en cambio, no se detectó ningún tipo de diferencia en la respuesta ante la estimulación realizada con cantos degradados y no degradados (Figura 4.7, Tabla 4.3). Este resultado muestra una clara diferencia entre las dos áreas de estudio en relación al efecto de la degradación sobre la comunicación.

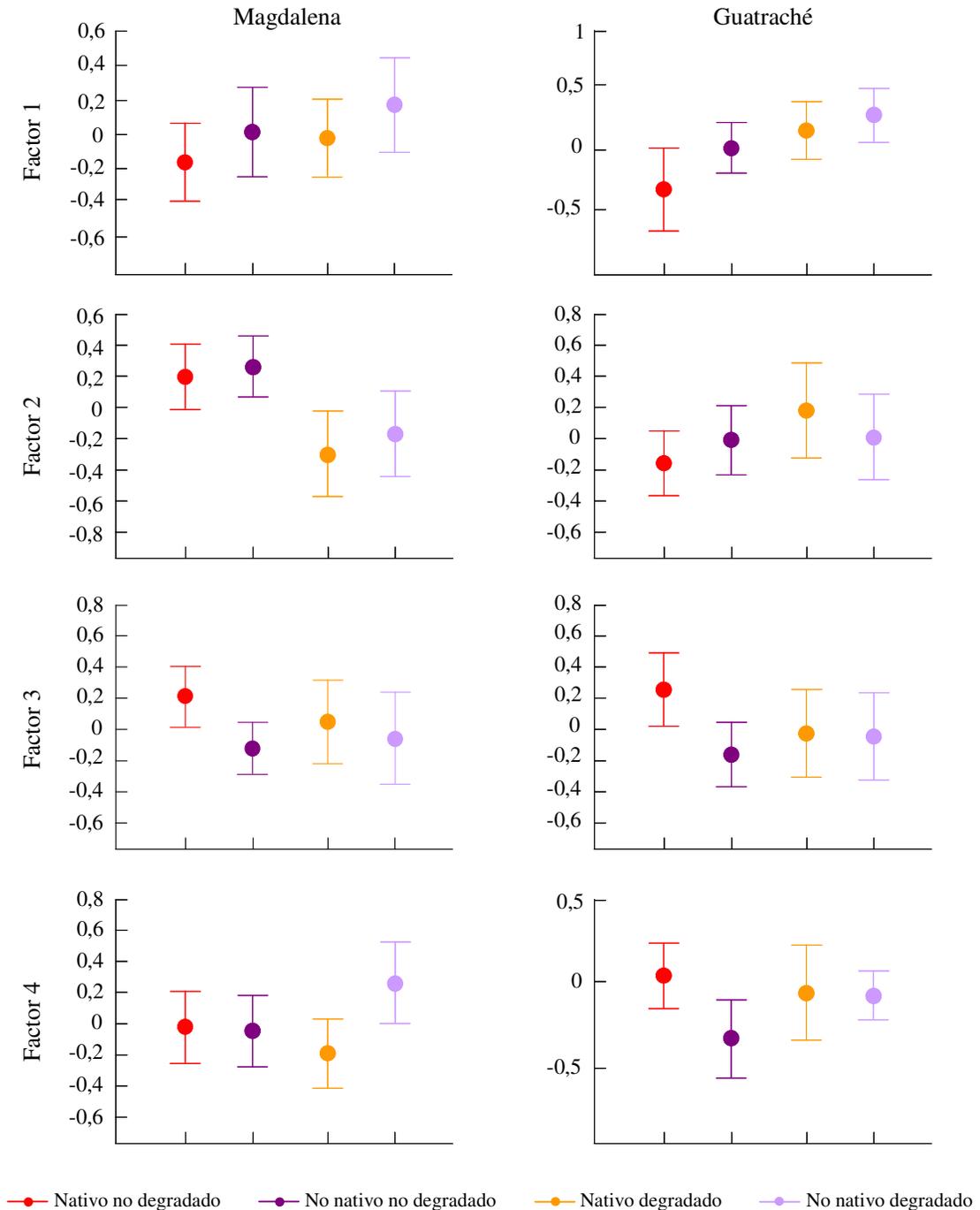


Figura 4.7 - Nivel de respuesta de los sujetos experimentales ante los cuatro tipos de estímulo en cada una de las áreas de estudio, expresado en función de los cuatro factores del análisis de componentes principales. Izquierda: Magdalena; derecha: Guatraché. En Magdalena, el factor 2 fue mayor ante los estímulos no degradados que ante los degradados, tanto al comparar los cantos nativos como los no nativos (ver Tabla 4.3). Esto indica que en Magdalena hubo una mayor respuesta de canto cuando se simulaban las invasiones territoriales utilizando cantos no degradados. En Guatraché no hubo diferencias significativas en ninguno de los factores al comparar la respuesta ante los estímulos degradados y no degradados.

Comparación	T	Z	<i>p</i>
Magdalena			
Nativo ND vs. nativo DEG, factor 1	64	0,59	0,55
Nativo ND vs. nativo DEG, factor 2	32	2,11	0,04
Nativo ND vs. nativo DEG, factor 3	61	0,73	0,46
Nativo ND vs. nativo DEG, factor 4	69	0,36	0,72
No nativo ND vs. no nativo DEG, factor 1	75	0,07	0,94
No nativo ND vs. no nativo DEG, factor 2	30	2,20	0,03
No nativo ND vs. no nativo DEG, factor 3	72	0,21	0,83
No nativo ND vs. no nativo DEG, factor 4	39	1,76	0,08
Guatraché			
Nativo ND vs. nativo DEG, factor 1	45	1,49	0,14
Nativo ND vs. nativo DEG, factor 2	56	0,97	0,33
Nativo ND vs. nativo DEG, factor 3	52	1,16	0,25
Nativo ND vs. nativo DEG, factor 4	68	0,40	0,69
No nativo ND vs. no nativo DEG, factor 1	68	0,40	0,69
No nativo ND vs. no nativo DEG, factor 2	67	0,45	0,65
No nativo ND vs. no nativo DEG, factor 3	70	0,31	0,76
No nativo ND vs. no nativo DEG, factor 4	59	0,83	0,41

Tabla 4.3 - Prueba de Wilcoxon comparando en cada área la respuesta de los sujetos experimentales ante los estímulos no degradados (ND) y degradados (DEG), realizando por separado la comparación entre las dos versiones de los cantos nativos y las dos de los cantos no nativos. Se puede observar que en Magdalena el factor 2 evidenció una respuesta diferencial de los machos ante los cantos en sus versiones normal y degradada, siendo significativamente mayor la respuesta ante los cantos no degradados (ver Figura 4.7). En Guatraché, en cambio no hubo diferencias en la respuesta ante los cantos normales y degradados. Las diferencias significativas están resaltadas.

Dado que se detectaron diferencias significativas en la respuesta de canto ante los estímulos degradados y no degradados, se comparó la tasa de canto de los sujetos experimentales antes de recibir dichos estímulos. No hubo diferencias significativas en esta tasa antes del playback entre las sesiones en las que se utilizaron estímulos no degradados y aquellas en las que se emitieron estímulos degradados (Wilcoxon, $p = 0,72$ en la comparación entre los cantos nativos degradados y no degradados y $p = 0,15$ en la comparación entre los cantos no nativos degradados y no degradados). Esto indica que las diferencias en el nivel de respuesta se pueden atribuir al hecho de que los cantos utilizados para simular las invasiones territoriales estuviesen degradados o no, y que se puede descartar una posible influencia de la actividad

previa de los sujetos experimentales. El análisis del resto de las variables, en ambas áreas, mostró que en ningún caso hubo diferencias significativas en la actividad de los sujetos experimentales antes de recibir los estímulos degradados y los no degradados.

La Figura 4.7 no parece mostrar diferencias en la respuesta de los sujetos experimentales en función de si la modificación de los cantos fue realizada con el tipo de degradación para la cual están teóricamente adaptados o no. Esto se puede ver en la aparente ausencia de diferencias entre los cantos nativos y no nativos en la comparación entre la respuesta a sus versiones degradadas y no degradadas. Esto fue corroborado por los análisis estadísticos. En primer lugar, en Magdalena el factor 2 evidenció una diferencia de respuesta de canto ante los estímulos degradados y no degradados, y ésta se observó tanto entre las dos versiones del canto nativo como entre las dos versiones del canto no nativo. Más aún, la disminución de la respuesta ante la versión degradada del canto en relación a la no degradada fue muy similar en ambos casos, no habiendo diferencias significativas en dicha disminución (valor promedio del factor 2 ante cantos nativos no degradados: 0,19, valor promedio del factor 2 ante cantos nativos degradados: -0,29, diferencia entre ambas: 0,49; valor promedio del factor 2 ante cantos no nativos no degradados: 0,26, valor promedio del factor 2 ante cantos no nativos degradados: -0,17, diferencia entre ambas: 0,43; Wilcoxon, $p = 0,72$). En el resto de los factores, relacionados con la actividad de vuelo, no hubo diferencias en la respuesta ante cantos degradados y no degradados ni al utilizar los estímulos nativos ni al emitir los no nativos, lo que indica que tampoco hubo diferencias dependiendo de la utilización de un tipo de degradación para la cual el canto está, o no, adaptado. Distinta es en cierto sentido la situación en Guatraché, ya que allí no se detectaron diferencias significativas en la respuesta ante cantos degradados y no degradados en ningún factor. De todos modos, en este caso tampoco hubo diferencias entre los cantos nativos y no nativos en cuanto al efecto de la degradación.

4.4 - Discusión

En la mayoría de las especies de aves territoriales los machos responden enérgicamente ante la presencia de un intruso dentro de su territorio. Numerosos estudios han mostrado que en estas especies la emisión del canto de un macho dentro del territorio de otro macho es suficiente para simular una invasión territorial y generar una respuesta agonística por parte de este último, aún en ausencia de un modelo que simule la presencia del invasor (por ejemplo,

Cardinalis cardinalis, Lemon 1967; *Thryothorus ludovicianus*, Richards 1981; *Zonotrichia leucophrys*, Petrinovich & Patterson 1981; *Emberiza calandra*, McGregor 1983; *Parus atricapillus*, Fotheringham & Ratcliffe 1995; *Pipilo erythrophthalmus*, Nelson & Stoddard 1998; *Fringilla coelebs*, Naguib et al. 2000). El hecho de que los machos de chingolo hayan respondido intensamente ante los playbacks muestra que esta especie no constituye una excepción a esta regla y es consistente con estudios previos llevados a cabo en la misma (Simonetti et al. 1996, Tubaro et al. 1996). El tipo de respuesta observado, que consistió en un notorio y veloz incremento de la tasa de vuelo, un aumento también marcado pero más gradual de la tasa de canto y un claro acercamiento al parlante, fue también muy similar al registrado en dichos estudios previos en esta especie. Por otro lado, los individuos que más respondieron a la estimulación lo hicieron aumentando en mayor medida tanto la tasa de vuelo como la de canto. Este resultado difiere con el obtenido en uno de los estudios realizados previamente en esta especie, en el que se observó una correlación negativa entre las tasas que indicó que algunos individuos respondieron principalmente a través de una respuesta de vuelo y otros a través de una respuesta de canto (Lijtmaer 2001). Esta diferencia podría deberse a que en el mencionado estudio hubo un muy bajo nivel de respuesta, y esto puede haber hecho que los sujetos que respondieron lo hayan hecho a través de un incremento de los vuelos o de los cantos, pero no de ambos a la vez.

El nivel de respuesta fue similar ante los cantos nativos y no nativos cuando ambos fueron emitidos en su versión no degradada. Este resultado difiere de lo indicado por varios estudios previos en distintas especies de aves con dialectos, que han mostrado que generalmente los machos responden de manera más marcada ante los cantos del dialecto propio que ante la emisión de cantos de dialectos de otras áreas geográficas (Lemon 1967, Harris & Lemon 1974, Petrinovich & Patterson, 1981). De hecho, en uno de los estudios de playback con chingolos realizados previamente en Magdalena se demostró que los sujetos experimentales respondieron mucho más enérgicamente ante cantos del dialecto nativo que ante cantos del noroeste de Argentina (Lijtmaer 2001). Por otro lado, en el presente estudio tampoco se detectaron diferencias en la respuesta dependientes de la similitud entre el estímulo y el canto propio de cada individuo, lo que también difiere en relación al estudio mencionado, en el que los chingolos respondieron más ante los estímulos más similares a su propio canto. Una posible causa de ambas diferencias entre el resultado de este capítulo de la tesis y los estudios previos es que en este caso se han utilizado dos dialectos de ambientes contiguos. Por un lado, muy probablemente ambos son familiares para los sujetos experimentales dado que solamente

unos pocos kilómetros separan a cada chingolo del ambiente vecino en el que se usa el otro dialecto, lo cual podría explicar que no se haya detectado una diferencia en el nivel de respuesta ante ambos. Esto concuerda con estudios en otras especies de aves en los que se demostró que la respuesta a la estimulación era menor cuanto más alejada era el área de la que provenía el canto utilizado (por ejemplo Lemon 1967). Por otro lado, el haber usado dialectos de ambientes contiguos puede haber hecho que los cantos usados como estímulo hayan sido todos relativamente similares a los de los sujetos experimentales, y no haya habido por lo tanto diferencias muy marcadas entre el estímulo y el canto propio como para afectar el nivel de respuesta.

En Magdalena, los sujetos experimentales tuvieron una respuesta de canto significativamente mayor ante los estímulos en su versión no degradada que ante los estímulos degradados. Teniendo en cuenta que en el capítulo 3 se demostró que los patrones de degradación de los cantos son diferentes en cada ambiente, y que en esta área la estructura de las vocalizaciones utilizadas en cada uno de ellos es la que se esperaría encontrar si estuviese adaptada para disminuir el efecto negativo de la degradación, el hecho de demostrar que dicha degradación afecta la comunicación brinda sustento a la hipótesis de adaptación acústica como explicación de la existencia de una asociación entre la estructura de los dialectos del chingolo y el ambiente en esta área.

Si bien estudios previos llevados a cabo con chingolos justamente en Magdalena habían utilizado cantos degradados y no degradados en experimentos de playback para comparar las respuestas de los machos, este es el primer estudio que demuestra en esta especie que el tipo y nivel de degradación que puede sufrir una señal al atravesar naturalmente el ambiente afecta la comunicación. Esto se debe a ciertas características de los estudios previos. Por un lado, uno de dichos estudios había sido realizado no para poner a prueba la hipótesis de adaptación acústica, sino la función específica de cada una de las partes constitutivas del canto (Simonetti et al. 1996). Para ello, los estímulos habían estado sujetos a varios tipos de degradación superpuestos y estaban por lo tanto degradados de una manera diferente y mucho más intensa en comparación a las modificaciones que sufre un canto al atravesar un ambiente natural. En este caso, en cambio, los estímulos fueron modificados por el agregado de solamente uno de los dos tipos principales de degradación que suele sufrir una señal (reverberación o fluctuaciones irregulares de amplitud), utilizándose además un nivel de degradación comparable al máximo que puede sufrir el canto en los ambientes del área. Por otro lado, en el

único estudio experimental que se había realizado en esta especie para analizar el efecto de la degradación sobre la comunicación, los estímulos utilizados pertenecían a dialectos muy diferentes de los que poseían los sujetos y por lo tanto no se obtuvo un nivel de respuesta adecuado ante los playbacks que permitiese realizar el análisis (Lijtmaer 2001). Por estos motivos, se ha demostrado en este capítulo de la tesis por primera vez que el tipo y el nivel de degradación que sufre el canto de chingolo al atravesar el ambiente afecta la comunicación, algo que es fundamental para el planteo de la hipótesis de adaptación acústica.

Además de ser fundamental el hecho de que la degradación afecte negativamente a la comunicación, para que la hipótesis de adaptación acústica pueda explicar satisfactoriamente la existencia de una asociación entre los dialectos y el ambiente debe ocurrir que la adaptación de la estructura del canto a un dado ambiente disminuya dicho efecto negativo. En otras palabras, la estructura de los cantos utilizados en un dado ambiente debe ser tal que la degradación sufrida por dichos cantos sea menos negativa para la comunicación que si cantos de otro ambiente son expuestos al mismo tipo de degradación. En el contexto de los experimentos de playback realizados, esto implica que los sujetos experimentales deberían haber respondido más ante los cantos nativos degradados que ante los no nativos degradados, ya que estos últimos son de un ambiente distinto al del sujeto experimental pero fueron sometidos a la degradación típica de su ambiente. Sin embargo, esta diferencia no pudo ser detectada. En particular, no se la detectó siquiera en el caso de la respuesta de canto en Magdalena, que fue la que mostró diferencias entre los cantos degradados y los no degradados. Distintas causas podrían explicar este resultado. En primer lugar, se podría mencionar que el número de sujetos experimentales utilizado (nueve en el talar y ocho en la estepa en el área de Magdalena) no fue suficiente como para detectar una diferencia significativa. Sin embargo, si esta fuese la explicación adecuada se esperararía encontrar un patrón que sugiera que hubo una diferencia en la respuesta ante los cantos degradados nativos y no nativos, aún cuando el mismo no muestre diferencias significativas. En este caso, ni siquiera se encontró dicho patrón. Otra posibilidad es que se necesiten condiciones más “extremas” para detectar este tipo de diferencia, tales como mayores niveles de degradación (aunque las magnitudes utilizados están en el límite superior de las que pueden generarse naturalmente en los ambientes de Magdalena) o diferencias mayores entre los intervalos de trino de los cantos utilizados como estímulo (utilizando por ejemplo los cantos más extremos de cada dialecto en lugar de los más representativos). Estas cuestiones deberían tenerse en cuenta en el futuro al realizarse nuevos estudios para intentar demostrar experimentalmente

que la adaptación del canto a un dado ambiente efectivamente mejora la comunicación al disminuir los efectos negativos de la degradación. También debe tenerse en cuenta, sin embargo, que las diferencias entre la respuesta a un canto nativo degradado y uno no nativo que ha sufrido la misma degradación pueden ser muy sutiles, y que puede ser complicado detectarlas en experimentos a campo, donde hay muchas condiciones no controladas y por lo tanto hay muchas variables en juego que pueden introducir “ruido” en los resultados

Por último, en el área de Guatraché no se detectaron diferencias en la respuesta ante cantos degradados y no degradados. Este resultado claramente quita sustento a la hipótesis de adaptación acústica como explicación para la asociación entre la estructura del canto y el ambiente en esta área (y en toda la región del sur de la Provincia de Buenos aires y el sudeste de la Provincia de La Pampa). Este resultado negativo se suma al obtenido en el capítulo 3, que mostró que la degradación de los cantos en esta área sigue los patrones tradicionales (reverberación en los ambientes cerrados y fluctuaciones irregulares de amplitud en los abiertos), y que por lo tanto resulta complicado explicar la inversión en el patrón de asociación entre los dialectos y el ambiente en base a la minimización de la degradación. Teniendo en cuenta ambos resultados se puede concluir que definitivamente deberían buscarse explicaciones para esta inversión apelando a hipótesis alternativas a la de adaptación acústica. Sin embargo, tal como se ha discutido en los capítulos anteriores, las hipótesis que han sido planteadas hasta el momento carecen de apoyo tanto teórico como empírico (hipótesis de adaptación genética, diferencias morfológicas entre poblaciones dialectales), y es necesario analizar por lo tanto nuevas hipótesis. Las mismas deberían considerar ciertas características de la región del sur de la Provincia de Buenos aires y el sudeste de la Provincia de La Pampa, tales como su ubicación en una zona de transición entre regiones en donde los dialectos se asocian claramente al ambiente y regiones en donde dicha asociación no es tan clara, y el hecho de que sería una región con una alta variabilidad genética. (ver sección 2.2.6 del capítulo 2, pág. 37, para una descripción más detallada).

CAPÍTULO 5: PRODUCCIÓN DE LAS VOCALIZACIONES A NIVEL DE LA SIRINGE Y SUS EFECTOS SOBRE LOS DIALECTOS DE CANTO EN EL CHINGOLO

5.1 - Introducción

Tal como se mencionó en varias ocasiones en los capítulos previos, los dialectos de canto del chingolo difieren entre ambientes en varias características, que incluyen tanto variables temporales como de frecuencia (Nottebohm 1969, 1975, Handford 1981, 1988, Loughheed et al. 1989, Handford & Loughheed 1991, Tubaro et al. 1993, Tubaro & Segura 1994, Kopuchian 2004). La hipótesis de adaptación acústica explica la existencia de diferencias en la estructura temporal, ya que los dialectos poseen generalmente las características más adecuadas para la comunicación a distancia en el ambiente en donde son utilizados (Nottebohm 1975, Handford 1981, 1988, Loughheed et al. 1989, Handford & Loughheed 1991, Tubaro et al. 1993, Kopuchian et al. 2004; ver la sección 3.1 del capítulo 3 para una descripción más detallada). Los resultados obtenidos en los capítulos 3 y 4 de esta tesis en el área de Magdalena, que muestran respectivamente que los cantos de chingolo se degradan de la manera esperada en cada tipo de ambiente y que la degradación afecta la comunicación, brindan sustento a esta hipótesis como explicación de la variabilidad de estructuras temporales en esta especie (al menos en las áreas en las cuales la asociación entre la estructura de los dialectos y el ambiente es la esperada y no presenta inversiones).

Con respecto a las frecuencias, las diferencias entre los dialectos del chingolo están usualmente restringidas al trino y tiende a haber mayores valores en los ambientes cerrados que en los abiertos (Nottebohm 1975, Handford & Loughheed 1991, Tubaro & Segura 1994), lo que implica un patrón invertido en relación al resto de las aves (Morton 1975, Wasserman 1979, Gish & Morton 1981, Shy 1983, Wiley 1991, Bertelli & Tubaro 2002, Tubaro & Lijtmaer 2006). De todas maneras, esto es solamente una tendencia, ya que dicha asociación es muy poco consistente en esta especie, mostrando patrones diferentes en distintas áreas, dependiendo además de cuáles sean las variables de frecuencia medidas (frecuencia máxima, frecuencia mínima, frecuencia enfatizada o ancho de banda). De hecho, esta complejidad puede verse claramente en las áreas de estudio de esta tesis. En Magdalena, el patrón es diferente al que se encuentra usualmente en esta especie y difiere además entre distintas variables, ya que hay mayores frecuencias máximas pero menores frecuencias mínimas y enfatizadas en el talar que en la estepa (Tubaro et al. 1993, Kopuchian et al. 2004). En

Guatraché, en cambio, no hay diferencias significativas en el trino entre dialectos, pero sí las hay en el tema, un patrón que no se ha encontrado al comparar dialectos en otras áreas de Argentina (ver sección 2.2 del capítulo 2).

Si bien las diferencias de frecuencia entre distintos ambientes, tanto en las aves en general como en el chingolo en particular, han sido interpretadas frecuentemente en el marco de la hipótesis de adaptación acústica (por ejemplo Morton 1975, Nottebohm 1975, Wiley 1991), no es claro que esto sea adecuado. Esto se debe a que si el emisor se encuentra a más de un metro por encima del suelo, una señal de menor frecuencia (más grave) se propaga mejor que una de mayor frecuencia (más aguda) independientemente del ambiente (Richards & Wiley 1982). En el caso particular de los cantos de chingolo, esto ha sido demostrado en los experimentos de transmisión llevados a cabo en esta tesis, en donde se observó por un lado que en Magdalena tanto en el ambiente cerrado (talar) como en el abierto (estepa) las frecuencias graves se propagan mejor que las agudas y por el otro que no hay diferencias entre ambientes en la atenuación dependiente de la frecuencia (ver capítulo 3).

El hecho de que las frecuencias graves se degraden menos que las agudas podría proveer una explicación diferente, basada en la densidad de individuos. En ambientes con menor densidad de chingolos se podría esperar que hubiese frecuencias más graves, ya que la señal debe recorrer más distancia en promedio entre el emisor y el receptor (Nottebohm 1985). Sin embargo, si bien esta explicación puede parecer atractiva desde el punto de vista teórico, no hay evidencias que muestren diferencias en la densidad en el sentido esperado. De hecho, en la mayoría de los casos esto implicaría menores densidades en ambientes cerrados (donde las frecuencias suelen ser menores en esta especie) y por lo general son estos ambientes los que poseen una mayor cantidad de chingolos. Más aún, esta hipótesis no permite explicar la presencia de patrones más complejos, como el de Magdalena, en donde distintas variables de frecuencia muestran patrones contrastantes entre ambientes (Tubaro et al. 1993, Kopuchian et al. 2004).

La discusión precedente muestra que el patrón de asociación entre la frecuencia y el ambiente en esta especie no puede explicarse satisfactoriamente a partir de la minimización de la degradación. Por lo tanto, es necesario buscar explicaciones alternativas. Un posible conjunto de explicaciones se relaciona con el hecho de que además de estar influida por el ambiente, la estructura de las vocalizaciones de la aves depende de otros factores, tales como las características de la siringe y el proceso de fonación (Podós 1997). De hecho, está bien

documentado que existe una correlación negativa entre el tamaño corporal y la frecuencia del canto en aves, la cual ha sido atribuida principalmente a las diferencias en el tamaño de la siringe (Wallschläger 1980, Ryan & Brenowitz 1985, Wiley 1991, Badyaev & Leaf 1997, Tubaro & Mahler 1998, Bertelli & Tubaro 2002). Tal como se discutió en el capítulo 2, sin embargo, varias evidencias muestran que la variación en el tamaño corporal no es adecuada para explicar las diferencias de frecuencia entre dialectos en esta especie. En primer lugar, esta correlación entre tamaño y frecuencia suele estudiarse comparando distintas especies entre sí, pero a nivel intraespecífico mayores tamaños corporales no siempre se asocian a menores frecuencias (Bowman 1979, 1983, Shy 1983). Además, no hay evidencias de la existencia de diferencias importantes de tamaño entre los individuos de ambientes contiguos separados por unos pocos kilómetros, que son justamente los que han mostrado diferencias en la frecuencia en la mayor parte de los casos (Handford & Loughheed 1991, Tubaro et al. 1993, Tubaro & Segura 1994, Kopuchian et al. 2004). Por último, Handford & Loughheed (1991) mostraron que el tamaño corporal parece no estar relacionado con el tamaño de la siringe en esta especie y que las diferencias de frecuencia entre dialectos no pueden ser explicadas únicamente por diferencias de tamaño.

Con excepción del análisis de la variación de la frecuencia como consecuencia del tamaño corporal, muy pocos estudios han abordado la influencia de las características de la siringe y el proceso de fonación sobre la estructura de las vocalizaciones. Esto se debe principalmente a que hasta hace muy poco tiempo no se había desarrollado una descripción concreta de cómo pueden afectar al canto. Recientemente, sin embargo, se ha desarrollado un modelo que permite relacionar clara y explícitamente las características de la siringe y el proceso de fonación con la estructura de las vocalizaciones, y la aplicación del mismo puede proveer una explicación alternativa para comprender el patrón de asociación entre la frecuencia y el ambiente en el chingolo.

La idea central de este modelo es que el canto de las aves depende de la actividad de un número pequeño de músculos, que a su vez están controlados por unos pocos centros neuronales discretos (Goller & Suthers 1996, Gardner et al. 2001, Laje et al. 2002). Específicamente, propone que la mayoría de los sonidos generados durante la vocalización de las aves son consecuencia de dos gestos motores básicos: la presión en el saco aéreo y la tensión de los labios siringeos, ésta última dependiente de la actividad del músculo siringealis ventralis, el más grande de la siringe (Goller & Suthers 1996, Gardner et al. 2001). La presión

en el saco aéreo determina la amplitud o intensidad de la señal emitida, mientras que la tensión en los labios determina la frecuencia. De esta manera, la combinación en un dado instante entre la cantidad de aire presente en el saco aéreo y la tensión de los labios define las características del sonido que se está produciendo. A pesar de la aparente simplicidad de este mecanismo, la combinación del ciclo de variación de ambos parámetros a lo largo de una expiración permite generar prácticamente cualquier nota producida habitualmente por un ave (Figura 5.1). La diversidad de notas que se pueden producir depende de cómo se combinen estos dos ciclos y por lo tanto el parámetro clave es el desfase entre la presión en el saco aéreo y la tensión muscular (Gardner et al. 2001, Laje et al 2002, Mindlin & Laje 2005). La Figura 5.2 muestra un esquema de las diferentes notas que pueden generarse dependiendo del desfase introducido. Una serie de notas en el canto puede interpretarse entonces como el resultado de una sucesión de ciclos de presión en el saco aéreo y tensión en los labios siringeos durante las expiraciones, separados entre sí por las inspiraciones, durante las cuales no se produce ningún sonido (durante el canto, las inspiraciones entre notas pueden ser muy breves, y se las suele denominar mini-inspiraciones; Laje 2005).

Una versión ligeramente más compleja de este modelo implica el agregado de un tercer parámetro, relacionado con el control activo del flujo de aire ejercido por los músculos aductores de la siringe (Goller & Suthers 1996, Laje et al 2002, Mindlin & Laje 2005). Estos músculos pueden cerrar la entrada de aire a la siringe, y por lo tanto modificar el momento del

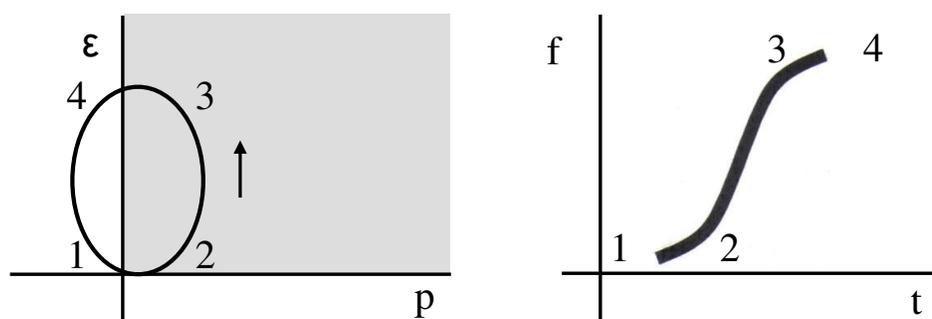


Figura 5.1 - Producción de una nota en base a la variación de los dos gestos motores principales propuestos por el modelo: la tensión de los labios siringeos (ϵ) y la presión de aire en el saco aéreo (p). Izquierda: trayectoria en el espacio de parámetros. La secuencia se inicia en el punto 1, y se sigue el círculo en sentido anti-horario (como indica la flecha). Cuando se está en la zona gris, en donde la presión de aire en los sacos aéreos (p) es positiva, se produce sonido, y la frecuencia es mayor cuanto mayor es el valor de la tensión de los labios. Derecha: espectrograma cualitativo resultante (f = frecuencia, t = tiempo). Esquema modificado a partir de Mindlin & Laje 2005, con permiso de los autores.

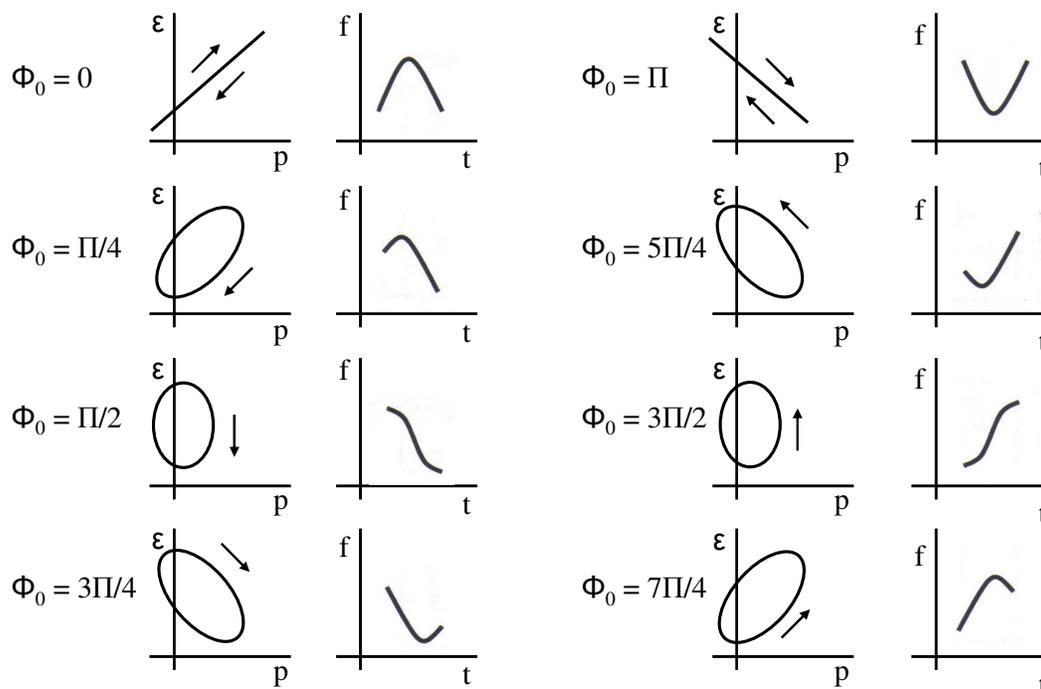


Figura 5.2 - Producción de diferentes tipos de notas dependiendo de la diferencia de fase (Φ_0) entre los gestos cíclicos de tensión de los labios siringeos (ϵ) y presión en los sacos aéreos (p). Para cada uno de los valores de diferencia de fase se muestra el espacio de parámetros (izquierda; la flecha indica el sentido de recorrido de la trayectoria) y el espectrograma de la nota resultante (derecha; f = frecuencia, t = tiempo). Esquema modificado a partir de Mindlin & Laje 2005, con permiso de los autores.

comienzo y/o finalización de las notas dentro de la secuencia cíclica de presión de aire y tensión de los labios durante la espiración. Esta versión un poco más compleja del modelo puede explicar, hasta un nivel asombroso de detalle, la producción de cantos reales de aves. Resulta interesante desde la óptica de esta tesis que los científicos que desarrollaron este modelo han usado justamente al chingolo como ejemplo para mostrar su funcionamiento (Laje et al. 2002, Mindlin & Laje 2005; Figura 5.3).

Dado que el chingolo ha sido elegido para ejemplificar la utilidad de este modelo para el estudio de las vocalizaciones de las aves, es indudablemente apropiado utilizar dicho modelo para el análisis de la variabilidad de estructuras de canto existentes en esta especie y su adaptación al ambiente. En particular, resulta adecuado para estudiar la variación de frecuencias entre dialectos. El hecho de que la frecuencia del canto dependa de la tensión de los labios siringeos, y que dicha tensión complete un ciclo entre el principio y el final de la espiración que produce cada nota, muestra de manera explícita la existencia de una

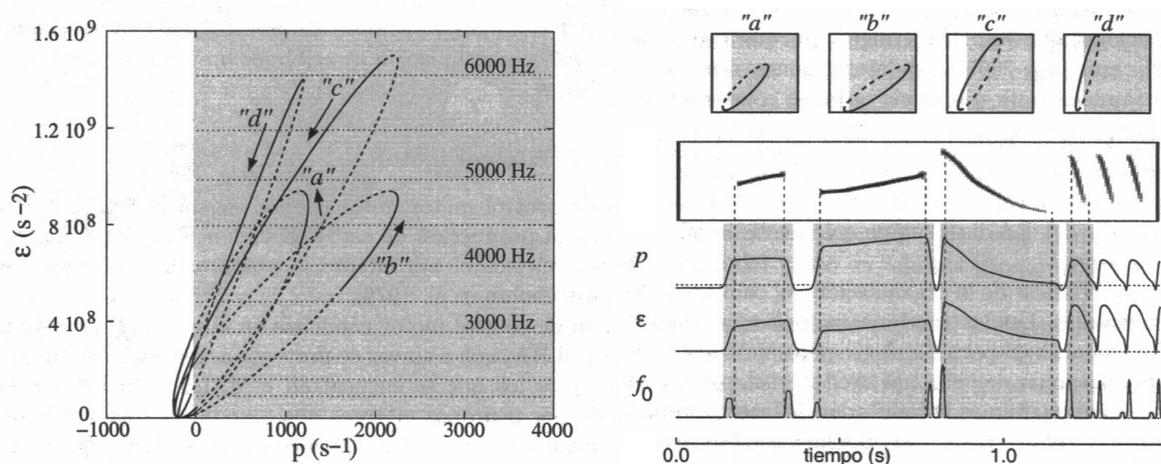


Figura 5.3 - Evolución cíclica de los parámetros para producir un canto típico de chingolo. ϵ = tensión de los labios siringeos, p = presión de aire en el saco aéreo, f_0 = nivel de cierre de la siringe al pasaje de aire. Izquierda: trayectoria continua en el espacio de parámetros, en donde cada elipse corresponde a una nota y las flechas indican el sentido del recorrido. Las partes de línea continua de las elipses son aquellas en las que los músculos aductores de la siringe permiten el pasaje de aire, mientras que éste está bloqueado en las partes punteadas. Derecha: series temporales de los parámetros (arriba), su resultado plasmado en un espectrograma (centro) y evolución de los parámetros a lo largo del canto (abajo). Esquema tomado de Laje 2005, con permiso del autor.

interdependencia entre las variables de frecuencia y las variables temporales. De este modo, si bien las hipótesis de adaptación del canto al ambiente para minimizar la degradación no pueden aplicarse de manera directa para explicar las modificaciones en la frecuencia, sí podría ocurrir que el efecto del ambiente sobre otras variables, como por ejemplo las temporales, afecte a la frecuencia de manera indirecta.

La interdependencia entre ciertas variables del canto y la existencia de limitaciones en la producción del mismo a nivel de la siringe ya han sido postuladas anteriormente (Podós et al. 1995, Podós 1996, 1997). Sin embargo, debido a que hasta hace poco tiempo no existían modelos que permitiesen relacionar de manera explícita la producción de las vocalizaciones a nivel de la siringe y las variables estructurales del canto, esta presencia de limitaciones podía plantearse solamente de manera especulativa, sin analizarse de manera directa los correlatos entre las características de la producción del canto y las variables del mismo.

Es importante destacar que el modelo descrito se aplica a aquellos casos en los que las notas están separadas por mini-inspiraciones. Sin embargo, se ha demostrado en ciertas especies de passeriformes, como por ejemplo el canario (*Serinus canarius*) y el cardenal (*Cardinalis*

cardinalis), que este tipo de patrón respiratorio es reemplazado por el de expiración pulsátil si la tasa de repetición de notas supera cierto límite, que es de aproximadamente 30 notas por segundo en el canario y 16 notas por segundo en el cardenal (Suthers 1997). En este patrón no se registran mini-inspiraciones entre notas, sino que se mantiene una presión elevada en el saco aéreo y las notas se producen permitiendo e interrumpiendo alternativamente el flujo de aire mediante la actividad coordinada de los músculos aductores y abductores de la siringe. Si bien todavía no se ha desarrollado un modelo que permita explicar la generación de vocalizaciones con un patrón de expiración pulsátil, se cree que el mismo involucraría “una ligera variación” con respecto al modelo de mini-inspiraciones explicado más arriba (Laje 2005). Esto implica que algunos de los principios básicos descriptos podrían aplicarse aún cuando la respiración sea pulsátil.

El chingolo, al igual que el canario y el cardenal, posee cantos con separaciones entre notas muy diversas. De hecho, la separación entre las notas del trino puede estar por encima o por debajo de los valores que en dichas especies constituyen el punto de transición entre el patrón respiratorio de mini-inspiraciones y el de expiración pulsátil. Si bien este punto de transición no se conoce en esta especie, se podría especular que aquellos individuos que canten dialectos con intervalos de trino largos (como por ejemplo en la mayoría de los ambientes cerrados) presentarán un patrón respiratorio con mini-inspiraciones entre notas, mientras que aquellos que presenten intervalos de trino muy chicos (como en algunos ambientes abiertos) probablemente tendrán el patrón de expiración pulsátil.

Teniendo en cuenta los puntos precedentes, este capítulo de la tesis tuvo dos objetivos. El primero de ellos fue estudiar por primera vez el patrón de respiración del chingolo durante el canto y poder así validar la utilización de las distintas variantes de este modelo de fonación en esta especie. En segundo lugar, y utilizando un enfoque basado en este modelo, se estudió la interdependencia de variables en los dialectos de chingolo y su posible origen en la producción del canto a nivel de la siringe. En particular, se evaluó si dicha interdependencia puede explicar los patrones de variación de la frecuencia entre dialectos, brindando así una visión más completa sobre la diversidad de estructuras de dialectos existentes en el chingolo y su asociación al ambiente.

5.2 - Metodología

5.2.1 - Análisis del patrón respiratorio durante el canto

El patrón respiratorio del chingolo fue estudiado mediante la grabación de cantos y el registro simultáneo de la evolución temporal de la presión en el saco aéreo torácico durante su producción. Para ello se utilizaron dos machos de chingolo que poseían el dialecto de estepa del este de la Provincia de Buenos Aires.

Los dos ejemplares fueron capturados durante octubre de 2007 con redes de neblina y anillados para su identificación individual. Luego de su captura, fueron trasladados al Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”. Allí fueron alimentados con una mezcla de semillas que contenía mijo como componente principal y la presencia de ciertas vitaminas, y estuvieron sujetos al fotoperíodo natural (que puede en realidad haber estado alterado por el encendido y apagado de la iluminación del laboratorio en el que fueron alojados). Con el objetivo de incentivar su actividad vocal, ambos sujetos recibieron una dosis diaria de 50 mg de testosterona 1%, que fue aplicada a través de una pomada (Androlone, Laboratorios Beta) en el músculo pectoral. Una vez que ambos individuos mostraron un nivel de actividad vocal apropiado, fueron trasladados al laboratorio del Dr. Gabriel Mindlin, en el Departamento de Física de la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales de la Universidad de Buenos Aires, para el análisis del patrón de respiración durante el canto.

La evolución de la presión del saco aéreo torácico se registró desviando una pequeña proporción del aire presente en el mismo y haciéndolo pasar a través de un transductor de presión. Para ello, ambos chingolos fueron sometidos a una pequeña cirugía. En primer lugar, se les aplicó de manera intramuscular una anestesia consistente en la mezcla de Xilazina y Ketamina (0,32 ml de Ketamina y solución salina en proporción 1:10 más 0,1 ml de Xilazina y solución salina en proporción 1:5) y se esperó alrededor de 10 minutos a que hiciese efecto. Luego se insertó una cánula silástica (Dow Corning, 0,76 mm de diámetro interno y 1,65 mm de diámetro externo) a través de la pared abdominal mediante una incisión por debajo de la última costilla, de manera tal de que la misma ingresase unos pocos milímetros dentro del saco aéreo torácico. Finalmente se fijó la cánula mediante 2 puntos de sutura y una gota de cianoacrilato (adhesivo instantáneo). Luego de la cirugía, el lado libre de la cánula fue conectado a un transductor de presión (Fujikura, modelo FPM-02PG) que se montó en la espalda de los sujetos mediante la sujeción a una “mochila de velcro” que había sido colocada

previamente. Una vez recuperados los chingolos de la anestesia, se conectó el transductor a una computadora, en donde se registró la evolución de la presión del saco aéreo (previa amplificación y modulación de la señal). Simultáneamente, se grabó el canto digitalmente utilizando la tarjeta de sonido MAYA 1010 y un micrófono direccional Takstar SGC 568. La figura 5.4 muestra las diferentes etapas del estudio del patrón respiratorio durante el canto.

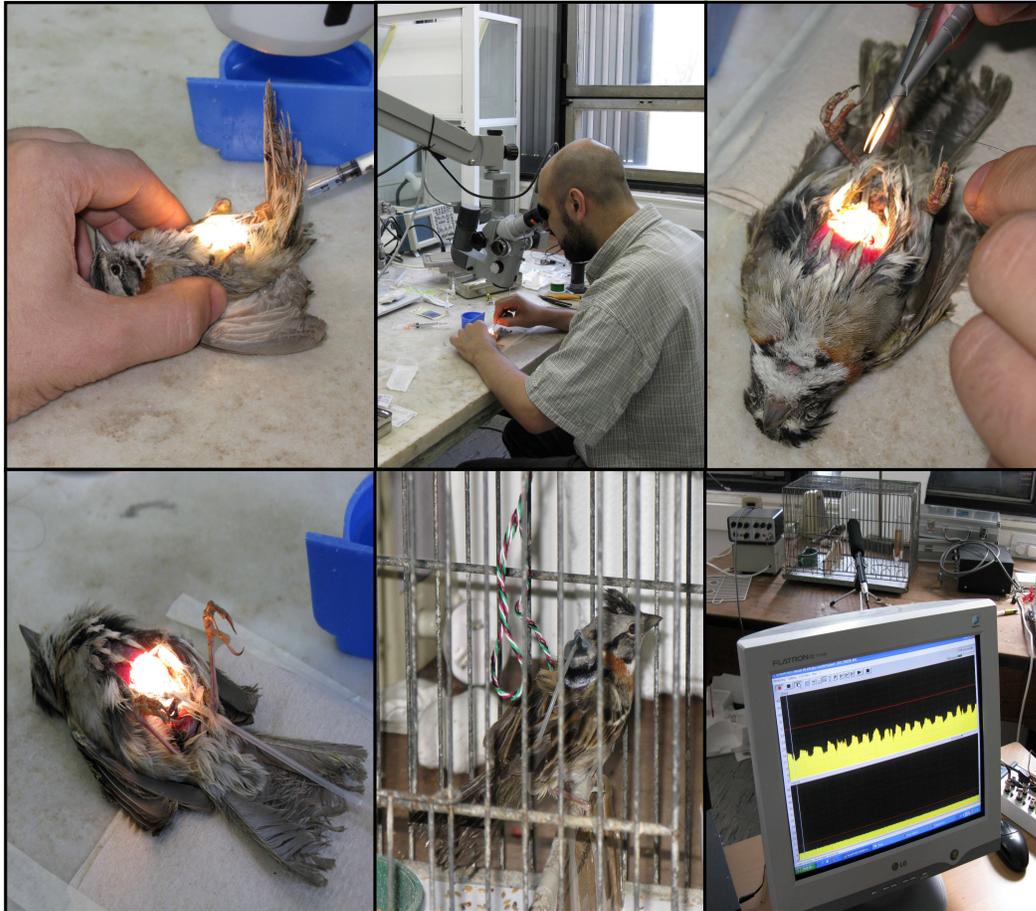


Figura 5.4 - Etapas del estudio del patrón respiratorio durante el canto en el chingolo. Arriba izquierda: uno de los chingolos recibiendo la anestesia. Arriba centro: Jorge Allende, uno de los miembros del laboratorio del Dr. Mindlin, realizando la cirugía. Arriba derecha: el mismo chingolo recibiendo los puntos de sutura luego de insertada la cánula. Abajo izquierda: el mismo sujeto luego de la operación, aún bajo el efecto de la anestesia; puede observarse claramente la cánula insertada a través de la pared abdominal. Abajo centro: el chingolo al día siguiente de la operación; puede observarse la cánula conectada por su lado libre al transductor de presión montado en la espalda sobre una “mochila de velcro”, y éste a su vez conectado a un cable que transfiere la información a la computadora. Abajo derecha: el mismo sujeto en su jaula (al fondo) siendo grabado y al mismo tiempo monitoreado en relación a su presión en el saco aéreo torácico, la cual puede observarse en primer plano en la pantalla de la computadora.

5.2.2 - Análisis de interdependencia entre variables y aplicación del modelo de fonación

Con el objetivo de poder estudiar la estructura de la mayor diversidad posible de dialectos del chingolo, y poder así encontrar patrones generales de interdependencia entre las variables del canto, se utilizaron dialectos pertenecientes a varias regiones de Argentina, cubriendo un amplio rango de intervalos de trino. Se utilizaron en total 16 dialectos para el análisis: talar (Magdalena, Buenos Aires), estepa de Magdalena (Buenos Aires), espinal (Guatraché, La Pampa), estepa de Guatraché (La Pampa), palmar (Colón, Entre Ríos), Iberá (Corrientes), Punta Tombo (Chubut), Capilla del Monte (Córdoba), cuyo (Laguna Amarga, La Pampa), bosque de alisos (noroeste argentino), bosque de transición (noroeste argentino), chaco (noroeste argentino), estepa del noroeste (noroeste argentino), puna (noroeste argentino), monte (noroeste argentino) y desierto (Mendoza). De cada dialecto se eligieron entre 1 y 3 cantos dependiendo de la disponibilidad de grabaciones de buena calidad, utilizándose 29 cantos en total. En el Apéndice 2 se incluyen las principales características de los dialectos seleccionados y el espectrograma de un canto típico de cada uno de ellos.

La digitalización y las mediciones de los cantos se llevaron a cabo utilizando el programa Raven 1.3 (Charif et al. 2007). La digitalización se realizó a una tasa de 22.050 Hz. Para la medición de las variables del canto, realizada sobre los espectrogramas, se utilizó la función de ventana “hamming”, un cuadro de 256 muestras, un ancho de banda de 112 Hz y la opción “Standard Gamma II” de esquema de colores (ver la sección 3.2.3 del capítulo 3 para una justificación del uso de este esquema de colores en lugar de la escala de grises tradicional). Con el fin de estandarizar las condiciones de medición se mantuvo el brillo y el contraste en 50% en todos los casos.

Se midieron seis variables para analizar sus patrones de asociación y estudiar su interdependencia, estando tres de ellas relacionadas con el patrón temporal y tres con la frecuencia. Las variables temporales analizadas fueron: el intervalo de trino (medido como el tiempo transcurrido entre dos puntos equivalentes de dos notas consecutivas), el silencio entre notas (el tiempo transcurrido entre el final de una nota del trino y el comienzo de la siguiente) y la duración de cada nota del trino (el tiempo transcurrido entre el comienzo y el final de cada nota). En la Figura 5.5 se esquematiza la medición de estas tres variables temporales sobre el espectrograma. Se eligieron estas tres variables, ya que la primera es la que caracteriza a los dialectos en el chingolo y las otras dos son relevantes desde la perspectiva de la producción del canto a nivel de la siringe: en el caso de presencia de mini-inspiraciones el

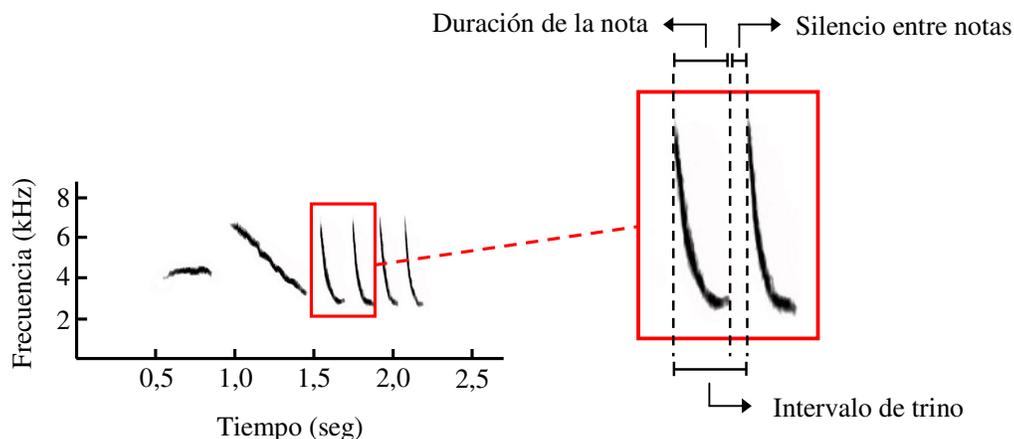


Figura 5.5 - Esquema mostrando la medición de las variables temporales del trino sobre el espectrograma. En el detalle ampliado de las dos primeras notas del trino se puede observar la duración de la nota, el silencio entre notas y el intervalo de trino.

silencio entre notas equivale a la duración de la inspiración y la duración de cada nota equivale a la duración de la expiración (esto en ausencia de actividad de los músculos aductores de la siringe, ya que cuando los mismos están activos parte del silencio entre notas puede ocurrir durante la expiración). En cuanto a las variables de frecuencia, se midió la frecuencia máxima, la frecuencia mínima y el ancho de banda del trino, que son a la vez las más utilizadas en los análisis de los dialectos y las más relevantes desde la perspectiva del modelo de fonación.

Dado el relativamente pequeño número de muestras independientes (los 16 dialectos utilizados) y debido a que algunas variables no cumplían con el supuesto de normalidad, la asociación entre variables se midió a través de la prueba no paramétrica de correlación de Spearman (a dos colas), utilizando el programa Statistica version 6 (StatSoft 2001).

Luego de establecer las correlaciones entre variables se analizaron las notas del trino de los diferentes dialectos mediante la aplicación del modelo de fonación. Específicamente, se analizó de manera cualitativa cuáles serían las trayectorias en el espacio de parámetros que le corresponderían a las notas del trino de cada canto y se compararon los diferentes dialectos.

Finalmente se integró la información obtenida a partir de ambas aproximaciones y se analizó si los patrones de correlación entre las variables de frecuencia y las variables temporales pueden explicarse a partir de las restricciones impuestas por el proceso de fonación (evidenciadas a partir del modelo).

5.3 - Resultados

5.3.1 - El patrón respiratorio durante el canto

Se pudo registrar el patrón respiratorio durante la producción del canto en uno de los dos chingolos utilizados, ya que en el otro individuo se desprendió la cánula pocas horas después de realizada la cirugía. Se grabaron alrededor de 10 cantos de este sujeto, y en todos ellos se registró simultáneamente la presión del saco aéreo torácico. Todos los cantos muestran el mismo tipo de patrón, que se puede observar en el ejemplo mostrado en la figura 5.6.

Si se mide el intervalo de trino de este canto de la manera en la que suele hacerse en los estudios de los dialectos del chingolo, es decir como el promedio entre todos los intervalos entre las notas del trino (duración del trino dividido por el número de intervalos), el mismo es de 62 ms. Sin embargo, si se observa más cuidadosamente el canto, se puede ver que en realidad el trino posee menores intervalos entre las primeras notas que entre las últimas. La medición del intervalo individualmente entre cada par de notas consecutivas confirmó esta observación, ya que el mismo es aproximadamente 50 ms en los tres primeros casos y 70 ms en los cuatro últimos (correspondiendo a alrededor de 12 ms de silencio entre el final de cada nota y el principio de la siguiente en los tres primeros y alrededor de 25 ms en los cuatro últimos). Este tipo de trino, en el que hay distintos intervalos entre notas en diferentes porciones del mismo, es relativamente común, pero suele pasar inadvertido debido a que en los estudios de la asociación entre los dialectos y el ambiente es suficiente con determinar el intervalo promedio entre notas en cada canto y no se suele analizar todos los intervalos individuales.

Interesantemente, el patrón respiratorio del sujeto tampoco fue uniforme a lo largo del trino, ya que utilizó el patrón de expiración pulsátil para generar las primeras cuatro notas (las que poseían separaciones en el orden de 50 ms) pero realizó mini-inspiraciones en los tres intervalos entre las últimas cuatro notas (cuya duración estaba en el orden de los 70 ms). Entre la cuarta y quinta nota, es decir en el intervalo del medio, el comportamiento fue intermedio entre ambos, disminuyendo la presión del saco aéreo más que en los tres primeros casos pero sin llegar al valor basal. Este resultado concuerda con estudios previos que han mostrado que en otras especies de passeriformes el mismo individuo puede poseer los dos tipos de patrón respiratorio durante la producción del canto (R. Laje, comunicación personal).

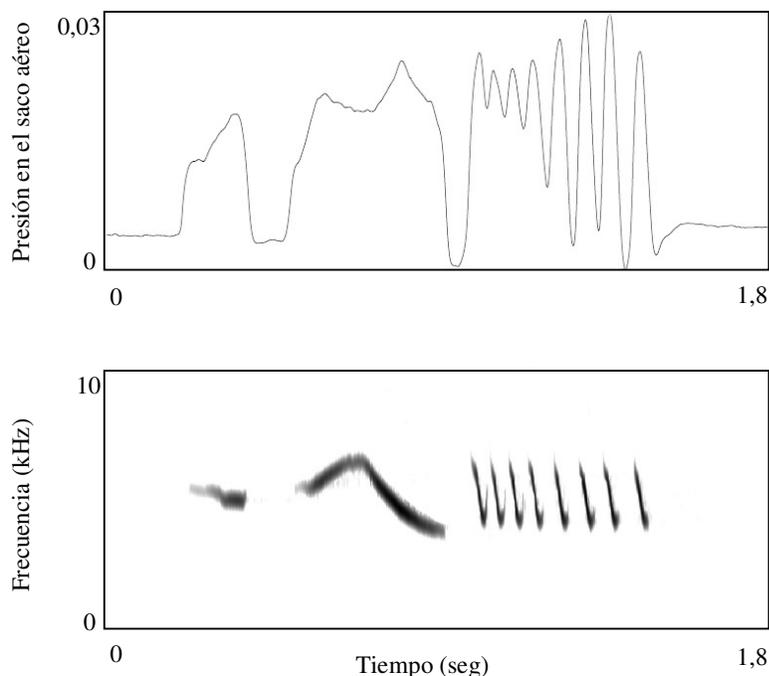


Figura 5.6 - Presentación simultánea del espectrograma de un canto (abajo) y la evolución de la presión en el saco aéreo torácico durante su producción (arriba). Se puede observar que el intervalo es menor entre las cuatro primeras notas (alrededor de 50 ms) y mayor entre las cuatro últimas (alrededor de 70 ms). Consistentemente, se observa la utilización del patrón de expiración pulsátil para generar las primeras cuatro notas (la presión se mantiene elevada) pero se utilizan mini-inspiraciones en los intervalos entre las últimas cuatro notas (la presión alcanza el nivel basal). Entre la cuarta y quinta nota, es decir en el intervalo del medio, el comportamiento fue intermedio entre ambos, disminuyendo la presión del saco aéreo más que en los tres primeros casos pero sin llegar al valor basal.

El resultado obtenido concuerda con la expectativa previa de encontrar ambos tipos de patrón respiratorio en chingolos debido a que poseen una alta variabilidad de separación entre notas. Además, dado que el individuo analizado utilizó la expiración pulsátil cuando los intervalos entre notas fueron del orden de 50 ms (12 ms de silencio entre el final de una nota y el principio de la siguiente) y las mini-inspiraciones cuando fueron del orden de 70 ms (27 ms de silencio), se puede concluir que en algún valor intermedio se encuentra el punto de transición entre ambos tipos de patrón. Esto equivale a decir que dicho punto está situado entre las 14 y las 20 repeticiones por minuto, lo que es consistente con las tasas de repetición de notas en las que se da la transición entre patrones respiratorios en las especies estudiadas previamente (estando más cerca del cardenal, que posee dicho punto en una tasa de 16 repeticiones por minuto, que en el canario, en el que es de aproximadamente 30).

5.3.2 - La interdependencia entre variables analizada desde la perspectiva de las limitaciones durante la producción del canto

Las tres variables temporales analizadas (intervalo de trino, silencio entre notas y duración de las notas) presentaron una muy alta correlación entre sí ($p < 0,001$ en las tres comparaciones entre pares de variables; Figura 5.7). Esta alta correlación no es sorprendente, pero es interesante para el estudio de la asociación con las variables de frecuencia. Por un lado, la correlación entre el intervalo de trino y las otras dos variables, que son más relevantes desde el punto de vista del modelo de fonación, indica que dicho intervalo puede ser utilizado en el marco de este modelo. Esto es importante ya que el intervalo de trino constituye la variable más usada para definir los dialectos en el chingolo. Por otro lado, la muy alta correlación entre el silencio entre notas y la duración de las mismas es clave para el análisis de los diferentes dialectos desde la perspectiva del modelo, y se discute más adelante. La alta correlación entre estas variables implica que sería suficiente analizar la asociación de una sola de ellas con las frecuencias, ya que el patrón sería el mismo para las tres. A pesar de ello, se analizó la correlación utilizando tanto el silencio entre notas como el intervalo de trino. Esto se debe a que si bien ambas variables indican la separación temporal entre las notas, la primera de ellas es la más relevante desde el punto de vista del modelo y las restricciones que el proceso de fonación puede imponer a las frecuencias, mientras que la segunda es la más analizada en los estudios de bioacústica en el chingolo, siendo por lo tanto la que se reporta en la literatura y la que puede permitir aplicar más claramente las conclusiones obtenidas a los diversos estudios previos realizados en esta especie.

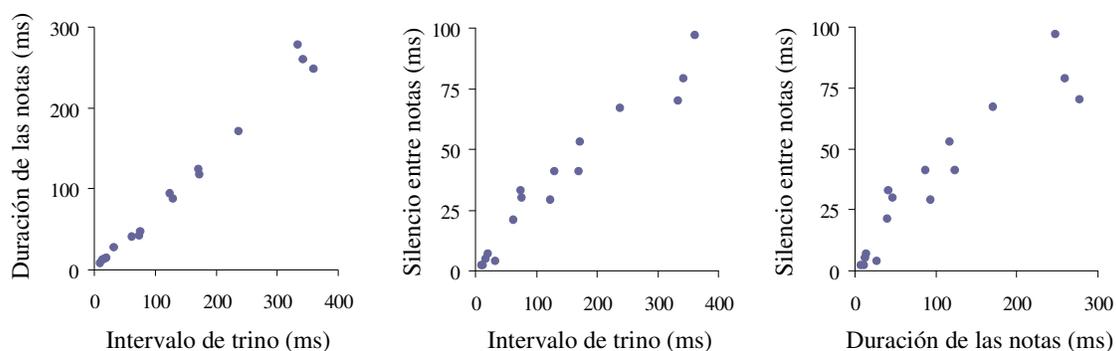


Figura 5.7 - Correlación entre las tres variables temporales incluyendo 16 dialectos de canto del chingolo de diferentes regiones de Argentina. Las tres variables muestran una muy alta y significativa correlación.

Las tres variables de frecuencia (frecuencia máxima del trino, frecuencia mínima del trino y ancho de banda) correlacionaron significativamente tanto con el intervalo de trino como con el silencio entre notas (Figura 5.8). Dicha correlación fue positiva en el caso de la frecuencia máxima, incrementándose ésta al aumentar la separación temporal entre notas ($p = 0,01$ en ambas comparaciones), mientras que fue negativa en el caso de la frecuencia mínima, la que disminuyó al aumentar la separación entre notas ($p = 0,003$ en ambas comparaciones). Consecuentemente, el ancho de banda aumentó al incrementarse la separación entre las notas ($p = 0,001$ en ambas comparaciones). Al analizar los gráficos de la Figura 5.8 se puede observar que en realidad la asociación entre las variables de frecuencia y las variables temporales no es lineal. La dependencia entre variables ocurre cuando las notas del trino están poco separadas, pero la frecuencia parece independizarse de la separación entre notas cuando ésta es mayor. Si bien se necesitaría contar con más dialectos de intervalos intermedios para poder establecer el umbral exacto en el que se da este cambio en la asociación entre variables, éste parecería estar en algún punto entre los 50 y 75 ms de intervalo de trino, lo que equivale a aproximadamente entre 10 y 20 ms de silencio entre notas. Este patrón en definitiva muestra que en los cantos con notas relativamente separadas la frecuencia no se ve afectada por cambios en dicha separación, mientras que en trinos con intervalos temporales pequeños la frecuencia máxima tiende a disminuir y la frecuencia mínima tiende a aumentar a medida que el tiempo transcurrido entre notas consecutivas disminuye, generando a su vez como resultado un menor ancho de banda.

Este patrón de asociación entre las variables del canto puede explicarse claramente a través del modelo de fonación. En primer lugar se debe mencionar que, tal como se comentó en la sección anterior, el estudio de la respiración durante la producción del canto mostró que en algún punto entre los 50 y 70 ms de intervalo de trino se produce la transición entre un patrón de mini-inspiraciones a otro con expiración pulsátil. Este punto coincide exactamente con el umbral que separa el rango de intervalos de trino en el cual las frecuencias muestran una asociación con las variables temporales de aquel en el cual ambas son independientes. Cabe destacar que los dos umbrales fueron encontrados de manera independiente, analizando el canto desde perspectivas diferentes. La combinación de ambos resultados implica que cuando el intervalo de trino es mayor a dicho umbral, el trino se produce realizando mini-inspiraciones entre notas y los cambios en la separación temporal entre las mismas son independientes de las frecuencias. Cuando los intervalos de trino son menores a este umbral, en cambio, el trino se produce utilizando un patrón respiratorio pulsátil y cambios en dicho

intervalo se asocian a modificaciones a nivel de las frecuencias. A continuación se describen las posibles causas de este patrón, integrando los resultados del análisis de variables y el modelo de fonación.

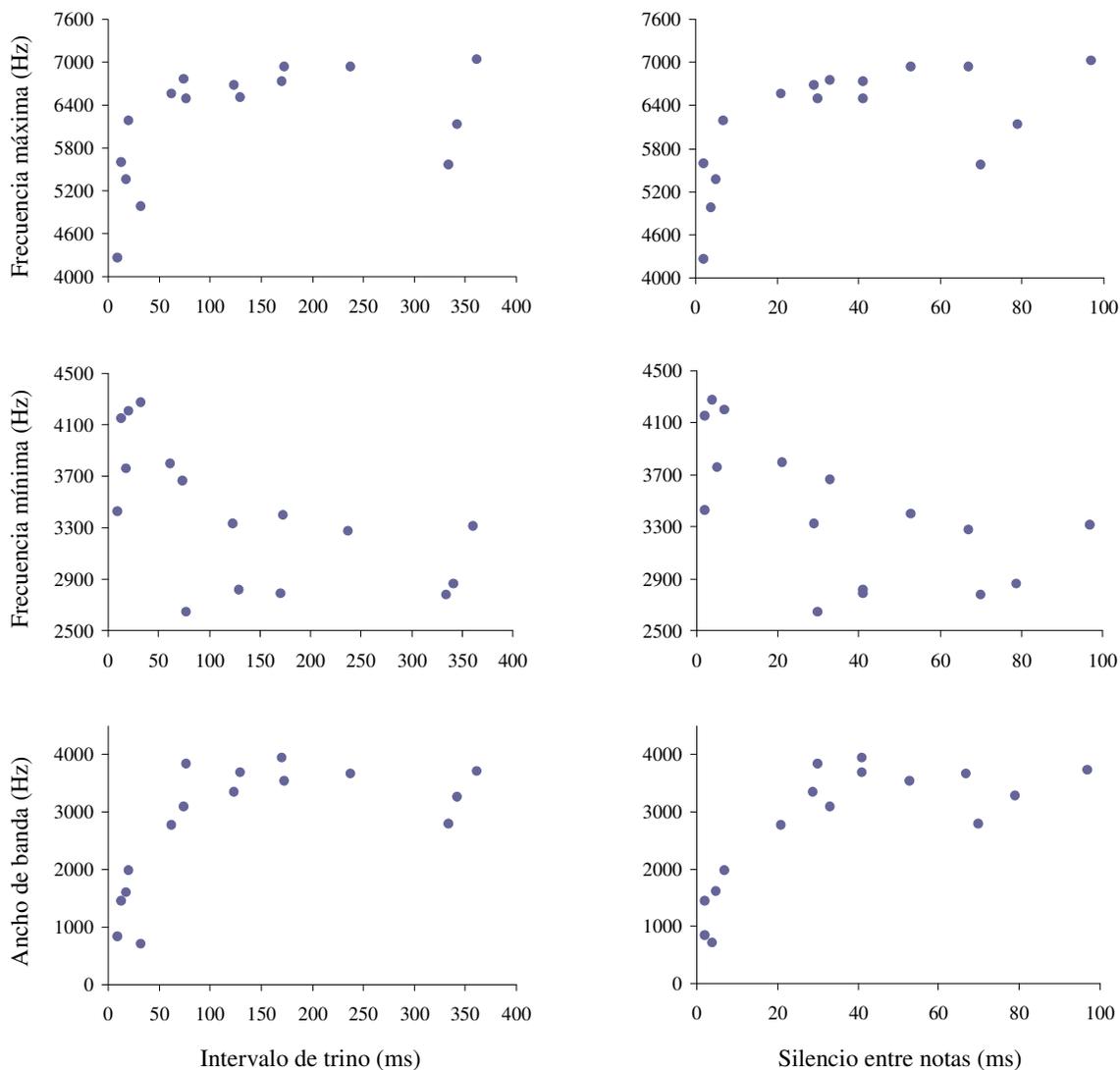


Figura 5.8 - Correlación entre las tres variables de frecuencia (arriba: frecuencia máxima; centro: frecuencia mínima; abajo: ancho de banda) y dos de las variables temporales (izquierda: intervalo de trino; derecha: silencio entre notas). En todos los casos la correlación es significativa (Spearman, $p < 0,01$). La relación no es lineal, habiendo un umbral entre los 50 y 75 ms del intervalo de trino (10-20 ms del silencio entre notas) por debajo del cual la frecuencia máxima disminuye y la frecuencia mínima aumenta al disminuir la separación entre notas, resultando en un menor ancho de banda. Para intervalos de trino superiores a dicho umbral, la frecuencia tiende a independizarse de la separación entre notas.

Entre los dialectos que poseen intervalos de trino por encima del umbral de 50-70 ms no hay diferencias importantes a nivel de las frecuencias, lo que implica que la forma básica de las notas se mantiene. La diferencia entre los dialectos por lo tanto se restringe casi exclusivamente a la separación entre las notas y la duración de las mismas. En este rango de intervalos de trino se puede aplicar el modelo de mini-inspiraciones para analizar la producción del canto, y el hecho de que la forma de las notas se mantenga entre dialectos implica que la trayectoria que se debe recorrer en el espacio de parámetros para generar cada nota es la misma en todos los dialectos. En otras palabras, el desfase entre el ciclo de presión en el saco aéreo y el ciclo de tensión de los labios siringeos se mantiene constante entre dialectos. La trayectoria sería similar a la que figura como “d” en la Figura 5.3. Prácticamente la única diferencia entre dialectos sería entonces el tiempo que se tarda en recorrer la trayectoria en el espacio de parámetros. Para producir dialectos con menores intervalos de trino la misma se debe recorrer más rápidamente, es decir que se deben producir expiraciones e inspiraciones más cortas, lo que genera que el ciclo se complete en menos tiempo y por lo tanto la duración de las notas sea menor y su separación también. Esto es claramente consistente con la muy alta y significativa correlación obtenida entre la duración de las notas y el silencio entre las mismas (ver Figura 5.4), ya que si la forma de la trayectoria se mantiene entre dialectos, ambas variables deben necesariamente cambiar conjuntamente (si se tiene en cuenta el tercer parámetro del modelo, se debe asumir que también se mantiene constante la proporción del tiempo en la que están activos los músculos aductores que impiden el pasaje de aire a la siringe durante parte de la expiración).

Sin embargo, la velocidad a la que se puede recorrer la trayectoria del espacio de parámetros tiene un límite, que parecería alcanzarse cuando el intervalo de trino está entre los 50 y 70 ms. La consecuencia de esto es que los cantos con intervalos de trino menores que dicho umbral no pueden generarse simplemente por un incremento aún mayor de la velocidad. En estos casos, ocurren dos fenómenos simultáneamente. Por un lado, las notas se producen sin mini-inspiraciones entre ellas, ya que se pasa a un patrón de expiración pulsátil, en el que el individuo mantiene relativamente alta la presión en el saco aéreo y genera notas discretas mediante la actividad coordinada de los músculos aductores y abductores de la siringe. Por otro lado, por debajo de este umbral, a medida que se hace menor el tiempo de separación entre notas disminuye el ancho de banda del trino por una disminución de la frecuencia máxima y/o un aumento de la frecuencia mínima. Esto puede explicarse claramente si se analiza desde una perspectiva más fisiológica, que es de hecho la que da origen al modelo.

Las notas del trino son siempre descendentes, y por lo tanto la frecuencia de cada nota es máxima al principio y desciende a lo largo de la misma hasta ser mínima al final. Si la separación temporal entre notas es grande, el individuo no tiene problemas en realizar este cambio entre la frecuencia mínima y la máxima entre el final de una nota y el principio de la siguiente. Sin embargo, cuando dicha separación pasa a ser menor que el umbral de 50-70 ms. de intervalo de trino, el tiempo de silencio que transcurre entre notas (10-20 ms) comienza a imponer una limitación al pasaje del estado de mínima tensión de los labios al final de una nota al estado de máxima tensión al principio de la nota siguiente. Esto se debe a que existe un tiempo requerido para que ocurra la contracción y relajación del músculo siringealis ventralis. De esta manera, cuando la separación entre notas está por debajo del umbral mencionado, es necesaria una disminución del ancho de banda (obtenida por una disminución de la frecuencia máxima y/o un aumento de la mínima) para que el tiempo entre las notas sea suficiente para que se produzca el cambio necesario de tensión de los labios. Cuánto menor sea la separación entre las notas, menor deberá ser el ancho de banda, lo que explica que por debajo del umbral encontrado haya una marcada y significativa asociación entre las tres variables de frecuencia y las variables temporales.

Debe aclararse de todas maneras que debido a que no existe aún un modelo explícito sobre la producción del canto con expiración pulsátil, no puede descartarse que pueda haber también otros factores que jueguen un rol en la modificación de las frecuencias cuando se está por debajo del umbral de 50 -70 ms de intervalo de trino. En particular, la actividad de los músculos aductores y abductores de la siringe podría modificar la frecuencia del canto de manera independiente de la tensión del músculo siringealis ventralis (Goller & Suthers 1996, Laje et al. 2002). Sin embargo, el hecho de que la Figura 5.6 muestre que las notas del trino generadas mediante expiración pulsátil y aquellas generadas mediante mini-inspiraciones son prácticamente idénticas, y que específicamente se pueda observar que poseen el mismo ancho de banda, sustenta la idea de que las frecuencias dependerían en ambos casos del mismo músculo, es decir del siringealis ventralis.

5.4 - Discusión

Las diferencias en la frecuencia del canto entre distintos ambientes han sido interpretadas frecuentemente en el marco de la minimización de la degradación, tanto en el caso del chingolo como en otras especies de aves (Morton 1975, Nottebohm 1975, Wiley 1991). Sin

embargo, las frecuencias graves se atenúan siempre más que las agudas y no hay razones para esperar que en diferentes ambientes sean distintas las frecuencias que minimizan la degradación de las vocalizaciones (Wiley & Richards 1982). Esto ha sido demostrado en el caso particular del chingolo al comparar la degradación sufrida por los cantos en ambientes abiertos y cerrados en los experimentos de transmisión llevados a cabo en esta tesis (Capítulo 3). Por lo tanto, la minimización de la degradación no puede explicar satisfactoriamente el patrón de asociación entre la frecuencia y el ambiente en esta especie. El estudio de interdependencia entre las variables del canto del chingolo, analizado desde la perspectiva de la producción de las vocalizaciones a nivel de la siringe, permite postular una explicación alternativa para esta asociación.

En primer lugar, el análisis de correlación mostró una asociación muy clara entre las variables de frecuencia del trino y las variables temporales: en aquellos dialectos que presentan un intervalo de trino menor a un valor umbral de entre 50 y 70 ms, a medida que las notas están más juntas la frecuencia máxima tiende a disminuir y la mínima a aumentar, por lo que el ancho de banda disminuye. Este patrón de asociación es consistente con el encontrado en un estudio previo con datos de otras 34 especies de passeriformes que incluyen trinos en sus vocalizaciones (Podos 1997).

El análisis de esta asociación entre las variables de frecuencia y las temporales puede explicarse claramente desde la perspectiva del modelo de fonación. Los dialectos con una considerable separación entre las notas del trino se producen realizando mini-inspiraciones entre notas, y en esta situación modificaciones en dicha separación no se asocian a alteraciones en la frecuencia debido a que simplemente implican un cambio en la velocidad a la que se recorre cada ciclo combinado de presión en el saco aéreo (responsable de la amplitud de la señal) y tensión de los labios siringeos (responsable de la frecuencia). Sin embargo, para producir trinos con períodos de silencio entre notas menores a un umbral mínimo de tiempo (10-20 ms, lo que equivale a intervalos de trino entre 50 y 70 ms), los chingolos por un lado utilizan un patrón respiratorio de expiración pulsátil y por el otro requieren una disminución de la diferencia entre la frecuencia máxima y la mínima (es decir del ancho de banda). La razón de esto último es que la frecuencia está determinada por la tensión de los labios siringeos y por debajo de este umbral el tiempo de silencio entre notas impone una limitación a la modificación de dicha tensión entre el final de una nota y el principio de la siguiente. Cuanto menor sea la separación entre notas por debajo de este

umbral, menor deberá ser el ancho de banda. Debe tenerse en cuenta también, como se mencionó más arriba, que podría haber otros factores adicionales involucrados en la determinación de la frecuencia cuando el individuo está utilizando un patrón de expiración pulsátil para producir el canto.

Esta interpretación de limitaciones en la producción del canto como explicación para la correlación entre la frecuencia y ciertas variables temporales es consistente con la planteada por Podos (1997) en su estudio sobre la correlación entre el ancho de banda y la tasa de repetición de las notas del trino en passeriformes. De todas maneras, por falta de modelos adecuados en el momento de realizado dicho estudio, Podos solamente pudo mencionar que probablemente existiese alguna limitación en la producción del canto, sin aludir a causas específicas. Por lo tanto, este constituye el primer estudio en el que se describen explícitamente las limitaciones en la producción del canto a nivel de la siringe que llevarían a esta interdependencia entre variables (además de incluir la primera descripción del patrón respiratorio del chingolo durante la producción del canto).

La dependencia de la frecuencia del trino con respecto a las variables temporales permite explicar por qué dichas frecuencias difieren entre ambientes en el chingolo. La razón de ello es que si la estructura temporal del canto está adaptada al ambiente de manera tal de minimizar el efecto negativo de la degradación, tal como postula la hipótesis de adaptación acústica, en aquellos casos en donde se desarrollen dialectos con intervalos de trino pequeños (menores a 50-70 ms) las frecuencias se verán modificadas concomitantemente por las limitaciones impuestas durante la producción del canto. Dicho de otro modo, el ambiente determina la frecuencia del trino de manera indirecta, a través de su efecto sobre la estructura temporal. Esta explicación permite comprender satisfactoriamente los patrones de asociación entre las variables de frecuencia y el ambiente, aún cuando su interpretación desde la minimización de la degradación sugería que eran inconsistentes.

De manera general, se puede predecir que en aquellas comparaciones que se establezcan entre dialectos que poseen intervalos de trino mayores a 70 ms no se esperaría encontrar diferencias en las variables de frecuencia del trino, aún cuando pueda haber diferencias significativas en la separación entre notas. En cambio, al incluir en la comparación al menos un dialecto con intervalos de trino menores al umbral de 50-70 ms, se esperaría encontrar diferencias en las variables de frecuencia si existen diferencias en la separación entre notas.

Si se analizan casos específicos, esta explicación permite comprender por ejemplo los patrones encontrados en las dos áreas de estudio de esta tesis. En el caso de Magdalena, desde la perspectiva de la minimización de la degradación parecía difícil explicar por qué diferentes variables de frecuencia muestran asociaciones distintas entre ambientes, ya que la frecuencia máxima es menor en los ambientes abiertos (estepa y bañado) que en el ambiente cerrado (talar), mientras que la frecuencia mínima muestra el patrón contrario (y como consecuencia, el ancho de banda es menor en la estepa y el bañado, aunque la significación de esta diferencia no fue evaluada en los estudios llevados a cabo en esta área). Sin embargo, este es justamente el patrón esperado si se analiza la situación en base a la interdependencia de variables generada por las limitaciones en la producción del canto, dado que el intervalo de trino es mucho mayor en el talar que en la estepa y el bañado. De hecho, en el talar el intervalo de trino es en promedio 97 ms, estando muy por encima del umbral de 50-70 ms, mientras que en los ambientes abiertos es de 69 ms en promedio, siendo por lo tanto lo suficientemente chico como para ser afectado por la limitación impuesta a la variación de la tensión de los labios durante la producción del canto. En el caso de Guatraché, el patrón está invertido, y las notas del trino están más separadas en el dialecto de estepa que en el de espinal. Consistentemente, la frecuencia máxima del trino muestra una tendencia a ser menor y la frecuencia mínima a ser mayor en el espinal que en la estepa, lo que genera un canto con un menor ancho de banda en el espinal (ver Tabla 2.1, pág. 32). Las diferencias mencionadas son sin embargo menores que en el caso de Magdalena, y de hecho no son significativas (ver Tabla 2.3, pág. 34), lo que es consistente con el hecho de que el intervalo de trino en el espinal es de 74 ms y por lo tanto tendría menores limitaciones al momento de ser producido que el de los ambientes abiertos de Magdalena. Más aún, en el caso de los ambientes abiertos de Magdalena, el 61% de los individuos grabados poseían intervalos de trino menores a los 70 ms (Kopuchian et al. 2004, datos crudos no publicados), por lo que tenían una separación entre notas que ya comienza a imponer restricciones sobre el ancho de banda, mientras que en el espinal de Guatraché este porcentaje fue tan solo del 38% (datos no mostrados).

Esta explicación para la variación de frecuencias entre ambientes permite también explicar los patrones encontrados en otras áreas en donde se han comparado diferentes dialectos de chingolo en el pasado (por ejemplo Nottebohm 1975, Handford & Lougheed 1991). Un ejemplo relevante para esta tesis es el de la laguna de Chasicó. Esta laguna se encuentra a alrededor de 100 km de la de Guatraché, en la misma región del sur de la Provincia de Buenos Aires y el sudeste de la Provincia de La Pampa en donde el patrón de asociación entre las

variables temporales y el ambiente está invertido. A pesar de pertenecer a la misma región, las lagunas presentan diferencias en la asociación entre las frecuencias y el ambiente, ya que en Chasicó sí hay diferencias significativas entre las frecuencias de la estepa y el espinal, siendo mayor la frecuencia mínima y menor el ancho de banda en este último (Tubaro & Segura 1994). Esto implica que el patrón de asociación es similar en ambos casos, pero en Chasicó las diferencias son mayores que en Guatraché (y por lo tanto son significativas). Esta diferencia entre áreas puede comprenderse fácilmente si se tiene en cuenta que el intervalo de trino registrado en el espinal de Chasicó fue menor que en Guatraché (71 ms en vez de 74), lo que implica que las restricciones sobre el ancho de banda son mayores durante la producción del canto. Es interesante que en Chasicó se registraron diferencias significativas en la frecuencia mínima y el ancho de banda, pero no en la frecuencia máxima, variable que sí mostró diferencias significativas en Magdalena, donde el intervalo de trino en los ambientes con poca separación entre notas es aún menor (69 ms).

En base a la discusión precedente se puede concluir que el estudio de la interdependencia entre las variables de frecuencia y las variables temporales en el canto del chingolo, enfocado desde la perspectiva de las limitaciones impuestas por la siringe durante la producción de las vocalizaciones, permite explicar la asociación existente entre la frecuencia y el ambiente en esta especie, que hasta este momento parecía ser sumamente inconsistente. La integración de dicha explicación con la hipótesis de adaptación acústica permite postular que las frecuencias varían entre dialectos debido al efecto indirecto que ejercen sobre ellas los ambientes como consecuencia de su efecto directo sobre la estructura temporal del canto.

CAPÍTULO 6 - CONCLUSIONES GENERALES: UNA EVALUACIÓN INTEGRAL DE LA HIPÓTESIS DE ADAPTACIÓN ACÚSTICA

El chingolo constituye una de las especies paradigmáticas del estudio de la variación intraespecífica del canto en aves, habiéndose descrito los dialectos en esta especie desde fines de la década del '60 (Nottebohm 1969, 1975, Handford 1981, 1988, Loughheed et al. 1989, Handford & Loughheed 1991, Tubaro et al. 1993, Tubaro & Segura 1994; Kopuchian et al. 2004). Estos estudios han mostrado que usualmente la estructura de los dialectos difiere entre ambientes, y que por lo general los cantos poseen mayores intervalos entre las notas del trino en los ambientes cerrados que en los abiertos. Este patrón coincide con el que se esperaría encontrar si la estructura presente en cada ambiente estuviese adaptada para minimizar los efectos negativos de la degradación que sufre el canto entre el emisor y los potenciales receptores. Por un lado, en los cantos de ambientes cerrados la mayor separación temporal entre notas reduce el efecto negativo de la reverberación, que genera una cola en la señal y produce una superposición entre las notas si éstas están muy próximas (Richards & Wiley 1980, Wiley & Richards 1982). En los ambiente abiertos, en cambio, la alta tasa de repetición y la redundancia de información aumenta la probabilidad de que el receptor de la señal reconozca y decodifique el canto aún cuando parte del mismo no sea percibido debido a las fluctuaciones irregulares de amplitud (Brown & Handford 1996).

La presencia de estos patrones de asociación entre los dialectos del chingolo y el ambiente ha llevado a que esta especie sea una de las que ha brindado más sustento a la hipótesis de adaptación acústica, que postula que los cantos de las aves están estructurados de manera tal de minimizar los efectos negativos de la degradación sufrida al atravesar el ambiente (Morton 1975, Rothstein & Fleischer 1987). Sin embargo, más allá de la descripción de esta asociación, hasta la realización de esta tesis otros aspectos cruciales de la hipótesis de adaptación acústica prácticamente no habían sido estudiados en esta especie. Por un lado, nunca se habían puesto a prueba (o al menos no de manera apropiada) tres condiciones necesarias para poder postular a esta hipótesis como explicación de la presencia de dialectos asociados al ambiente: a) que el nivel y tipo de degradación sufrida por la señal dependa de las características del ambiente que atraviesa, b) que cada dialecto represente la estructura acústica óptima para la propagación a distancia en su ambiente nativo, y c) que la degradación de la señal afecte negativamente a la comunicación. Por otro lado, ciertas cuestiones de la asociación entre la estructura de los dialectos y el ambiente no habían podido explicarse

satisfactoriamente mediante esta hipótesis. Entre dichas cuestiones se encuentran las diferencias de frecuencia entre dialectos y la presencia en algunas regiones de una inversión en el patrón de asociación entre la estructura temporal del canto y el ambiente.

En esta tesis se estudiaron estos aspectos de la hipótesis de adaptación acústica en dos áreas de Argentina que presentan características opuestas en relación a la asociación entre la estructura de los dialectos y el ambiente, utilizando una aproximación integral que incluyó análisis descriptivos, experimentales y basados en modelos. A continuación se discuten las principales conclusiones obtenidas a partir de dichos análisis.

En primer lugar, el estudio de los dialectos en los alrededores de la laguna de Guatraché mostró que en esta área el patrón de asociación entre la estructura del canto y el ambiente está invertido, habiendo mayores intervalos de trino en la estepa (el ambiente abierto) que en el espinal (el ambiente cerrado). Este resultado, sumado al obtenido previamente en la laguna de Chasicó (Tubaro & Segura 1994), sugiere que dicho patrón sería el característico de toda la región del sur de la Provincia de Buenos Aires y el sudeste de la Provincia de La Pampa. Esta área es por lo tanto apropiada para estudiar las posibles causas de este tipo de inversión, intentando resolver si puede atribuirse a la hipótesis de adaptación acústica o si deben buscarse explicaciones alternativas. En cuanto a las frecuencias, no se detectaron diferencias significativas entre dialectos en el trino, pero por primera vez se detectaron diferencias entre dialectos contiguos a nivel del tema. Por último, el estudio de una parte de esta área en la que el espinal fue transformado en pastizal durante la primera mitad del siglo pasado sugirió que la estructura temporal del canto en dicha porción del área puede estar cambiando, adaptándose a las condiciones acústicas impuestas por un ambiente que actualmente es abierto.

Los resultados de los análisis experimentales, que incluyeron experimentos de transmisión y playback realizados a campo, tienen implicancias muy distintas para las dos áreas de estudio consideradas y se discuten por lo tanto en cada una de ellas por separado.

En el caso de Magdalena, estos resultados sustentan claramente a la hipótesis de adaptación acústica como explicación de la asociación entre la estructura del canto y el ambiente. En primer lugar, los experimentos de transmisión mostraron que el ambiente abierto (estepa) y el ambiente cerrado (talar) imponen distintos tipos de degradación a las señales acústicas. En los ambientes cerrados se generó eco, expresado como una “cola” de sonido a continuación de las notas del trino, mientras que en los ambientes abiertos se produjeron fluctuaciones irregulares

en la amplitud, que se tradujeron en diferentes grados de disminución de la intensidad de la señal en distintas porciones del trino. Estos patrones de modificación del canto son consistentes con la presencia de un diseño de la señal en cada uno de los ambientes que minimiza la degradación, ya que los cantos del talar poseen una mayor separación entre las notas del trino que los de la estepa. Por otro lado, en los experimentos de playback se registró en esta área una menor respuesta a la estimulación con cantos degradados que a la estimulación con cantos no degradados, lo cual también respalda a la hipótesis de adaptación acústica al demostrar que la degradación afecta a la comunicación. En definitiva, estos resultados muestran que en Magdalena no solamente el tipo de patrón de asociación entre la estructura de los dialectos y el ambiente es consistente con la hipótesis de adaptación acústica, sino que los análisis experimentales de la degradación sufrida por los cantos al atravesar el ambiente y el efecto de dicha degradación sobre la comunicación también sustentan la hipótesis.

Debe mencionarse, sin embargo, que ninguno de los dos tipos de experimentos realizados en Magdalena han permitido establecer que cada dialecto represente la estructura acústica óptima para la propagación a distancia en su ambiente nativo, lo cual es importante desde la perspectiva de la hipótesis de adaptación acústica. Las causas de esto serían diferentes en el caso de los experimentos de transmisión y los de playback. En el primer caso, se pudo observar que la magnitud de degradación acumulada al atravesar el ambiente por los cantos nativos y no nativos fue sumamente similar, aún cuando la estructura de los primeros está en teoría adaptada al ambiente que está atravesando y la de los segundos no. Este resultado, que puede resultar sorprendente a primera vista, confirma en realidad que la adaptación de los cantos no se relaciona con una minimización de la magnitud real de degradación sufrida por los mismos, sino que implica una minimización del efecto negativo de la degradación (evitar la superposición de notas en ambientes cerrados por la reverberación y la pérdida de información por fluctuaciones de amplitud en ambientes abiertos). En el caso de los experimentos de playback, no se pudo demostrar que la adaptación de los cantos al ambiente logre disminuir el efecto negativo que tiene la degradación sobre la comunicación. Muy probablemente para poder demostrar esto sea necesario realizar modificaciones al diseño experimental, tales como utilizar mayores niveles de degradación (aunque las magnitudes utilizadas están en el límite superior de las que pueden generarse naturalmente en los ambientes de Magdalena) o cantos con mayores diferencias entre los intervalos de trino (utilizando por ejemplo los cantos más extremos de cada dialecto en lugar de los más

representativos). Debe tenerse también en cuenta, sin embargo, que las diferencias buscadas pueden ser muy sutiles, y que puede ser complicado por lo tanto detectarlas en experimentos a campo, donde hay muchas condiciones no controladas y por lo tanto hay muchas variables en juego que pueden introducir “ruido” en los resultados.

En el caso de Guatraché, en cambio, los resultados de los experimentos de transmisión y de playback fueron contrarios a los que se esperaba obtener de acuerdo a la hipótesis de adaptación acústica. En primer lugar, los tipos de degradación sufridos por la señal durante su transmisión fueron los mismos que los que se detectaron en Magdalena, es decir reverberación en el ambiente cerrado (en este caso el espinal) y fluctuaciones irregulares de amplitud en el ambiente abierto (estepa). Dado que el patrón de asociación entre el intervalo de trino y el ambiente está invertido en esta área, habiendo mayores intervalos entre las notas en la estepa que en el espinal, este resultado implica que en cada ambiente la estructura del canto es la contraria de la que se debería encontrar para minimizar el efecto de la degradación. En otras palabras, para que pudiese explicarse la inversión del patrón en esta área en base a la hipótesis de adaptación acústica, debería haber factores de degradación diferentes de los habituales, y dichos factores no fueron detectados. Por otro lado, contrariamente a lo que ocurrió en Magdalena, en Guatraché los chingolos no respondieron diferencialmente ante los cantos degradados y no degradados, lo que brinda aún más evidencias de que la hipótesis de adaptación acústica no puede explicar en esta región la asociación entre la estructura de los dialectos y el ambiente.

Debido a que el patrón de asociación invertido entre los dialectos y el ambiente en la región del sur de la Provincia de Buenos Aires y el sudeste de la Provincia de La Pampa no puede explicarse mediante la hipótesis de adaptación acústica, es necesario recurrir a otro tipo de hipótesis que no estén necesariamente relacionadas con la minimización de la degradación. Sin embargo, tal como se comentó en capítulos anteriores, las hipótesis alternativas que han sido planteadas en el pasado carecen de sustento. Por un lado, la hipótesis de adaptación genética plantea un posible rol de los dialectos como una barrera al flujo génico entre poblaciones adaptadas a condiciones ambientales diferentes (Nottebohm 1969), pero esta idea posee por un lado varios problemas de tipo teórico y por el otro se ha demostrado que no existen diferencias genéticas entre los chingolos que habitan ambientes contiguos, aún cuando posean dialectos diferentes (Lougheed & Handford 1992, Lougheed et al. 1993). Por otro lado, se sabe que el tamaño corporal y la morfología del pico afectan las características del

canto de las aves (Wallschläger 1980, Ryan & Brenowitz 1985, Wiley 1991, Badyaev & Leaf 1997, Tubaro & Mahler 1998, Podos 2001, Bertelli & Tubaro 2002, Ballentine 2006) y por lo tanto la presencia de diferencias de este tipo entre los chingolos de diferentes poblaciones dialectales podría también constituir una explicación alternativa para la existencia de diferentes estructuras de canto en esta especie. Sin embargo, por diversas razones, entre las que se destaca la ausencia de diferencias morfológicas marcadas entre poblaciones dialectales contiguas del chingolo (Handford 1983, 1985), esta explicación tampoco es apropiada para explicar la inversión del patrón de asociación entre la estructura del canto y el ambiente en el chingolo en esta región.

Debido a que las hipótesis planteadas en el pasado no explican el patrón presente en la región del sur de la Provincia de Buenos Aires y el sudeste de la Provincia de La Pampa, será necesario en estudios futuros considerar la formulación de nuevas hipótesis alternativas. Para ello, hay dos características de esta región que deben tenerse en cuenta. Por un lado, esta sería una zona de transición entre las regiones al noroeste, centro y este de Argentina, en las cuales hay una clara asociación entre los dialectos y el ambiente (Nottebohm 1969, 1975, Handford 1981, 1988, Loughheed et al. 1989, Handford & Loughheed 1991, Tubaro et al. 1993, Tubaro & Segura 1994, Kopuchian 2004) y la región patagónica, en la cual aparentemente dicha asociación no es tan clara (P. Edelaar, comunicación personal). Debido a esto, debe tenerse en cuenta que la conducta vocal de los chingolos en esta región puede ser diferente que en otras áreas que han sido estudiadas en el pasado. Por otro lado, esta región sería una zona de contacto secundario entre los dos principales linajes ancestrales de esta especie, lo que seguramente se traduce en una alta variabilidad genética (datos no publicados). Si bien no está claro aún el posible efecto de dicha variabilidad, es sin dudas otra particularidad de esta región que debe tenerse en cuenta a la hora de plantear hipótesis alternativas sobre la asociación entre el canto y el ambiente en esta especie.

Por último, el análisis de la interdependencia entre las variables de frecuencia y las variables temporales del canto en el chingolo, combinado con la aplicación de un modelo de fonación en aves recientemente desarrollado (Gardner et al. 2001, Laje et al. 2002, Mindlin & Laje 2005), mostró que la variación de frecuencia entre dialectos y su asociación al ambiente se puede explicar como resultado de las limitaciones impuestas por la siringe durante la producción del canto. Cuando el intervalo de trino de un determinado dialecto es menor a un umbral de entre 50 y 70 ms, la frecuencia máxima se ve forzada a disminuir y/o la mínima a

aumentar, de manera tal de achicar la diferencia entre ambas. Esto se debe a que la frecuencia depende de la tensión de los labios siringeos y separaciones muy cortas entre notas (menores a 10-20 ms de silencio entre el final de una nota y el principio de la siguiente) no permiten pasar de un estado de mínima tensión de los labios al final de una nota al estado de máxima tensión al principio de la nota siguiente si la diferencia entre la frecuencia máxima y mínima es grande. De esta manera, se puede postular que la asociación de la frecuencia con el ambiente en los dialectos del chingolo se debe a un efecto indirecto generado por el ambiente a través de su efecto directo sobre las variables temporales. Esta interpretación permite explicar los patrones de asociación entre la frecuencia y el ambiente encontrados en diversas regiones de Argentina, aún cuando parecían sumamente inconsistentes al intentar analizarlos desde la perspectiva de modificaciones en la frecuencia tendientes a la minimización de la atenuación o degradación de la señal.

En definitiva, la aproximación desde distintos ángulos al estudio de la asociación entre la estructura del canto y el ambiente en el chingolo permitió obtener una visión más integral de sus características y del rol que jugaría la hipótesis de adaptación acústica. Esta hipótesis parece ser la explicación más adecuada para la presencia de diferencias entre ambientes en la estructura temporal de la señal en las regiones en las que el patrón de asociación es el esperado de acuerdo a la teoría acústica, pero no sería suficiente para explicar dicha asociación en al menos algunos de los lugares en donde hay una inversión del patrón, como por ejemplo en el sur de la Provincia de Buenos Aires y el sudeste de la Provincia de La Pampa. La adaptación acústica de los cantos al ambiente sería también responsable de las variaciones de frecuencia entre dialectos, pero en este caso de manera indirecta, a través de su efecto sobre la estructura temporal acoplado a las limitaciones existentes en la producción del canto a nivel de la siringe.

BIBLIOGRAFÍA

- Anderson, M. E. & R. N. Conner. 1985. Northern Cardinal song in three forest habitats in eastern Texas. *Wilson Bulletin* 97:436-449.
- Badyaev, A. V. & E. S. Leaf. 1997. Habitat associations of song characteristics in *Phylloscopus* and *Hippobolus* warblers. *Auk* 114:40-46.
- Ballentine, B. 2006. Morphological adaptation influences the evolution of a mating signal. *Evolution* 60:1936–1944.
- Balsby, T. J. S., T. Dabelsteen & S. B. Pedersen. 2003. Degradation of whitethroat vocalisations: implications for song flight and communication network activities. *Behaviour* 140:695-719.
- Beeman, K. 1996. Signal 3.0 user's guide. Engineering Design, Belmont, Massachusetts.
- Bertelli, S. & P. L. Tubaro. 2002. Body mass and habitat correlates of song structure in a primitive group of birds. *Biological Journal of the Linnean Society* 77:423-430.
- Bowman, R. I. 1979. Adaptive morphology of song dialects in Darwin's finches. *Journal of Ornithology* 120:353–389.
- Bowman, R. I. 1983. The evolution of song in Darwin's finches, p. 237–538. In R. I. Bowman, M. Berson, & A. E. Leviton [EDS.], *Patterns of evolution in Galápagos organisms*. American Association for the Advancement of Science, San Francisco, CA.
- Bradbury, J. W. & S. L. Vehrencamp. 1998. *Principles of animal communication*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Brenowitz, E. A. 1982. Long-range communication of species identity by song by the red-winged blackbird. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 10:29-38.
- Brown J. L. 1975. *The evolution of behavior*. W. W. Norton & company INC, New York.
- Brown, T. J. & P. Handford. 1996. Acoustic signal amplitude patterns: a computer simulation investigation of the Acoustic Adaptation Hypothesis. *Condor* 98:608-623.

- Brown, T. J. & P. Handford. 2000. Sound design for vocalizations: quality in the woods, consistency in the fields. *Condor* 102:81-92.
- Cabrera, A. L. 1949. Las comunidades vegetales de los alrededores de La Plata. *Lilloa* 20:269-347.
- Cabrera, A. L. 1976. Regiones fitogeográficas argentinas. *Enciclopedia argentina de agricultura y jardinería*, vol. 2. Editorial Acme, Buenos Aires.
- Cabrera, A. L. & A. Willink. 1980. Biogeografía de América Latina. The General Secretariat of the Organization of American States, Washington, DC, Biology Series, Monograph 13.
- Catchpole, C. K. & P. J. B. Slater. 1995. *Birdsong, biological themes and variations*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Chapman, F. M. 1940. The post glacial history of *Zonotrichia capensis*. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 77:381-438.
- Charif, R. A., C. W. Clarck & K. M. Fristrup. 2004. Raven 1.2 user's manual. Cornell Laboratory of Ornithology, Ithaca, NY.
- Charif, R. A., C. W. Clarck & K. M. Fristrup. 2007. Raven Pro 1.3 user's manual. Cornell Laboratory of Ornithology, Ithaca, NY.
- Dabelsteen, T., O. N. Larsen & S. B. Pedersen. 1993. Habitat-induced degradation of sound signals: quantifying the effects of communication sounds and bird location on blur ratio, excess attenuation, and signal-to-noise ratio in blackbird song. *The journal of the Acoustic society of America* 93:2206-2220.
- 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.
- Fotheringham, R. J. & L. Ratcliffe. 1995. Song degradation and estimation of acoustic distance in black-capped chickadees (*Parus atricapillus*). *Canadian Journal of Zoology*, 73:858-868.

- Gardner, T., G. Cecchi, M. Magnasco, R. Laje & G. B. Mindlin. 2001. Simple motor gestures for birdsongs. *Physics Review Letters* 87:art 208101,1-4.
- Gish S. L. & E. S. Morton. 1981. Structural adaptations to local habitat acoustics in Carolina Wren songs. *Zeitschrift für Tierpsychologie* 56:74-84.
- Goller, F. & R. A. Suthers. 1996. The role of syringeal muscles in controlling phonology of bird song. *Journal of Neurophysiology* 76:287-300.
- Handford, P. 1981. Vegetational correlates of variation in the song of *Zonotrichia capensis*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 8:203-206.
- Handford, P. 1983. Continental patterns of morphological variation in a South American sparrow. *Evolution* 37:920-930.
- Handford, P. 1985. Morphological relationships among subspecies of the Rufous-collared Sparrow, *Zonotrichia capensis*. *Canadian Journal of Zoology* 63:2383-2388.
- 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. *Condor* 93:644-658.
- Handford, P., & F. Nottebohm. 1976. Allozymic and morphological variation in population samples of Rufous-collared Sparrow, *Zonotrichia capensis*, in relation to vocal dialects. *Evolution* 30:802-817.
- 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.
- Harris, M. A. & R. E. Lemon. 1974. Songs of song sparrows: reaction of males to songs of different dialects. *Condor* 76:33-44.
- Hunter, M. L. & J. R. Krebs. 1979. Geographical variation in the song of the great tit (*Parus major*) in relation to ecological factors. *Journal of Animal Ecology* 48:759-785.

- Hurlbert, S. H. 1984. Pseudoreplication and the design of ecological field experiments. *Ecological Monographs* 54:187-211.
- King, J. R. 1972. Variation in the song of the Rufous-collared Sparrow, *Zonotrichia capensis*, in northwestern Argentina. *Zeitschrift für Tierpsychologie* 30:344-373.
- Kopuchian, C., D. A. Lijtmaer, P. L. Tubaro & P. Handford. 2004. Song stability and change in a microgeographical pattern of song variation in the rufous-collared sparrow. *Animal Behaviour* 68:551-559.
- Kroodsma, D. E. 1986. Design of song playback experiments. *Auk* 103:640-642.
- Kroodsma, D. E. 1989 a. Suggested experimental designs for song playback. *Animal Behaviour* 37:600-609.
- Kroodsma, D. E. 1989 b. Inappropriate experimental designs impede progress in bioacoustics research: a reply. *Animal Behaviour* 38:717-719.
- Kroodsma, D. E. 1990. Using appropriate experimental designs for intended hypotheses in “song” playbacks, with examples for testing effects of song repertoire sizes. *Animal Behaviour* 40:1138-1150.
- Kroodsma, D. E., B. E. Byers, E. Goodale, S. Johnson & Wan-Chun Liu. 2001. Pseudoreplication in playback experiments, revisited a decade later. *Animal Behaviour* 61:1029-1033.
- Laje, R. 2005. La física del canto de aves. Tesis de Doctorado de la Universidad de Buenos Aires, Argentina.
- Laje, R., T. J. Gardner & G. B. Mindlin. 2002. Neuromuscular control of vocalizations in birdsong: a model. *Physical Review E* 65, artículo 051921.
- Lemon, R. E. 1967. The response of cardinals to songs of different dialects. *Animal Behavior* 15:538-545.
- Lijtmaer, D. A. 2001. Efecto de la degradación del canto sobre las respuestas territoriales de los chingolos (*Zonotrichia capensis*). Tesis de licenciatura, Universidad de Buenos Aires.

- Lougheed, S. C., A. J. Lougheed, M. Rae & P. Handford. 1989. Analysis of a dialect boundary in Chaco vegetation in the rufous-collared sparrow. *Condor* 91:1002-1005.
- 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. *Condor* 95:889-895.
- McGregor, P. K. 1983. The response of corn buntings to playback of dialects. *Zeitschrift für Tierpsychologie* 62:256-260.
- Miller, A. H., & V. D. Miller. 1968. The behavioral ecology and breeding biology of the Andean sparrow (*Zonotrichia capensis*). *Caldasia* 10: 83-154.
- Mindlin, G. B. & R. Laje. 2005. *The physics of birdsong*. Springer, Holanda.
- Morton, E. S. 1975. Ecological sources of selection on avian sounds. *American Naturalist* 109:17-34.
- Morton, E. S. 1986. Predictions from the Ranging Hypothesis for the evolution of long distance signals in birds. *Behaviour* 99:65-86.
- Morton E. S. & J. Page. 1992. *Animal talk – Science and the voices of nature*. Random House, New York.
- Morton, E. S., S. L. Gish & M. Van der Voort. 1986. On the learning of degraded and undegraded songs in the Carolina wren. *Animal Behavior* 34:815-820.
- Naguib, M. G. 1995. Auditory distance assessment of singing conspecifics in Carolina wrens: the role of reverberation and frequency-dependent attenuation. *Animal Behavior* 50:1297-1307.
- Naguib, M., G. M. Klump, E. Hillmann, B. Gießmann & T. Teige. 2000. Assessment of auditory distance in a territorial songbird: accurate feat or rule of the thumb? *Animal Behavior* 59:715-721.

- Nelson, D. A. 2000. Song overproduction, selective attrition and song dialects in the white-crowned sparrow. *Animal Behaviour* 60:887–898.
- Nelson, D. A. & P. Marler. 1994. Selection based learning in bird song development. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 91:10498–10501.
- Nelson, D. A. & J. A. Soha. 2004. Perception of geographical variation in song by male Puget sound white-crowned sparrows, *Zonotrichia leucophrys pugetensis*. *Animal Behaviour* 68:395-405.
- Nelson, D. A. & P. K. Stoddard. 1998. Accuracy of auditory distance and azimuth perception by a passerine bird in natural habitat. *Animal Behavior* 56:467-477.
- Nemeth, E. & H. Winkler. 2001. Differential degradation of antbird songs in a Neotropical rainforest: adaptation to perch height? *Journal of the Acoustical Society of America* 110:3263-3274.
- Nottebohm, F. 1969. The song of the chingolo, *Zonotrichia capensis*, in Argentina: description and evaluation of a system of dialects. *Condor* 71:299-315.
- Nottebohm, F. 1975. Continental patterns of song variability in *Zonotrichia capensis*: some possible ecological correlates. *American Naturalist* 109:605-624.
- Nottebohm, F. 1985. Sound transmission, signal salience, and song dialects. *Behavioral and Brain Sciences* 8:112–113.
- Parodi, L. R. 1940. La distribución geográfica de los talaes de la Provincia de Buenos Aires. *Darwiniana* 4:33-56.
- Payne, R. 1994. *Among whales*. Simon & Schuster, New York.
- Petrinovich, L. & T. L. Patterson. 1981. The responses of white-crowned sparrows to songs of different dialects and subspecies. *Zeitschrift für Tierpsychologie* 57:1-14.
- Podos, J. 1996. Motor constraints on vocal development in a songbird. *Animal Behaviour* 51: 1061-1070.

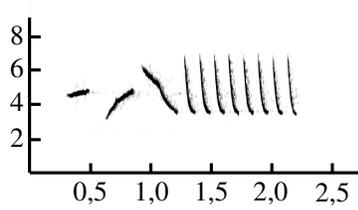
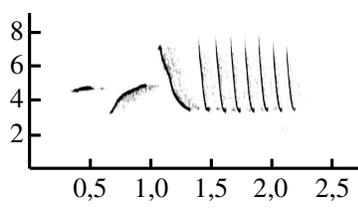
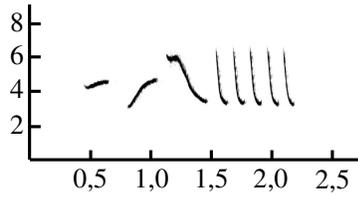
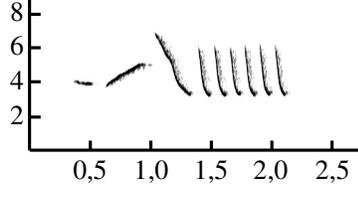
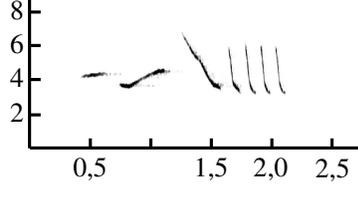
- Podos, J. 1997. A performance constraint in the evolution of trilled vocalizations in a songbird family (Passeriformes: Emberizidae). *Evolution* 51:537-551.
- Podos, J. 2001. Correlated evolution of morphology and vocal signal structure in Darwin's finches. *Nature* 409:185-188.
- Podos, J., J. K. Dherer, S. Peters & S. Nowicki. 1995. Ontogeny of vocal tract movements during song production in song sparrows. *Animal Behaviour* 50:1287-1296.
- Rice, W. R. 1989. Analyzing tables of statistical tests. *Evolution* 43:223-225.
- Richards, D. G. 1981. Estimation of distance of singing conspecifics by the Carolina wren. *Auk* 98:127-133
- Richards, D. G. & R. H. Wiley. 1980. Reverberations and amplitude fluctuations in the propagation of sounds in a forest: implications for animal communication. *American Naturalist* 115:381-399.
- Roberts, J., A. Moreno, A. Kacelnik & M. Hunter. 1983. Physical considerations in the frequency limits of birdsong. *Acoustics Letters* 6:100-105.
- Rothstein, S. I. & R. C. Fleischer. 1987. Vocal dialects and their possible relation to honest status signalling in the brown-headed cowbird. *Condor* 89:21-23.
- Ryan, M. J. & E. A. Brenowitz. 1985. The role of body size, phylogeny, and ambient noise in the evolution of bird song. *American Naturalist* 126:87-100.
- Salomons, E. M. 2001. Computational atmospheric acoustics. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Searcy, W. A. 1989. Pseudoreplication, external validity, and the design of playback experiments. *Animal Behaviour* 38:715-717.
- Shy, E. 1983. The relation of geographical variation in song to habitat characteristics and body size in North American tanagers (Thraupinae: Piranga). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 12:71-76.

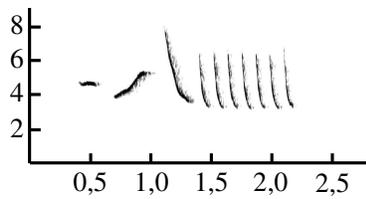
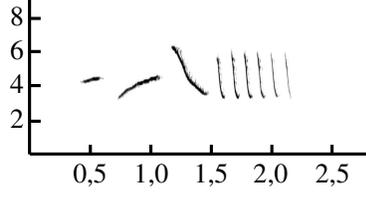
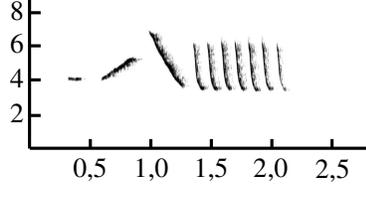
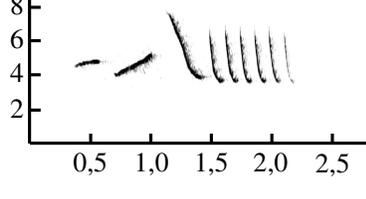
- Simonetti, G., P. L. Tubaro & E. T. Segura. 1996. Evaluación de la Hipótesis de la Detección Alertada en el canto del chingolo (*Zonotrichia capensis*). II. El efecto de la degradación acústica en los playbacks con cantos completos y fraccionados. *Hornero* 14:35-43.
- Statsoft. 2001. Statistica for Windows. Version 6.0. Statsoft, Inc., Tulsa, OK.
- Suthers, R. A. 1997. Peripheral control and lateralization of birdsong. *Journal of Neurobiology* 33:632-652.
- Tabachnick, B. G. & L. S. Fidell. 1996. Using multivariate statistics. HarperCollins College Publishers, New York.
- Tubaro, P. L. 1999. Bioacústica aplicada a la sistemática, conservación y manejo de poblaciones naturales de aves. *Etología* 7:19-32.
- Tubaro, P. L. & B. Mahler. 1998. Acoustic frequencies and body mass in New World doves. *Condor* 100:54-61.
- Tubaro, P. L. & D. A. Lijtmaer. 2006. Environmental correlates of song structure in forest grosbeaks and saltators. *Condor* 108:120-129.
- 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. *Condor* 96:1084-1088.
- Tubaro, P. L., E. T. Segura & P. Handford. 1993. Geographic variation in the song of the rufous-collared sparrow (*Zonotrichia capensis*) in eastern Argentina. *Condor* 95:588-595.
- Tubaro, P. L., F. M. Gabelli, I. M. Mozetich & E. T. Segura. 1996. Evaluación de la Hipótesis de la Detección Alertada en el canto del chingolo (*Zonotrichia capensis*). I. Experimentos con playbacks de cantos completos y fraccionados. *Hornero* 14:27-34.
- Tubaro, P. L., P. Handford, & E. T. Segura. 1997. Song learning in the Rufous-collared Sparrow (*Zonotrichia capensis*). *Hornero* 14:204-210.
- Wallschläger, D. 1980. Correlation of song frequency and body weight in passerine birds. *Experientia* 36:412.

- Wasserman, F. E. 1979. The relationship between habitat and song in the white-throated sparrow. *Condor* 81:424-426
- Wiley, R. H. 1991. Associations of song properties with habitat for territorial oscine birds of eastern North America. *American Naturalist* 138:973-993.
- Wiley, R. H. 2003. Is there an ideal behavioural experiment? *Animal Behaviour* 66:585-588.
- Wiley, R. H. & D. G. Richards. 1978. Physical constraints in 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. En: D. E. Kroodsma & E. H. Miller [eds.], *Acoustic communication in birds*, vol. 1, p. 131-181, Academic Press, New York.

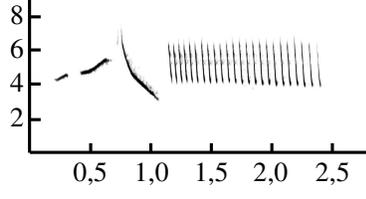
APÉNDICE 1: CARACTERÍSTICAS Y ESPECTROGRAMAS DE LOS CANTOS UTILIZADOS EN LOS EXPERIMENTOS DE TRANSMISIÓN Y DE PLAYBACK

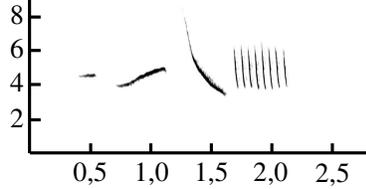
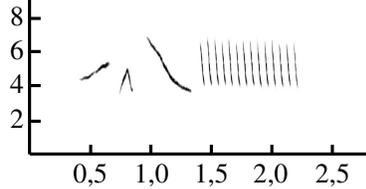
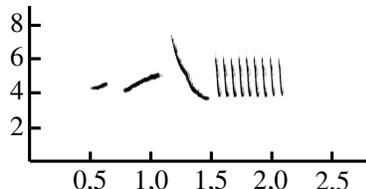
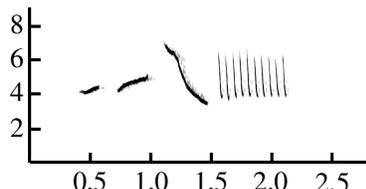
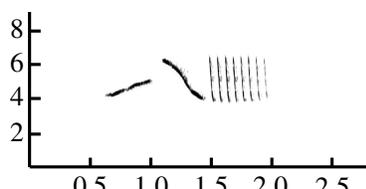
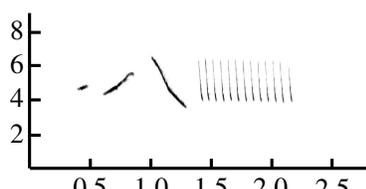
Magdalena, Talar

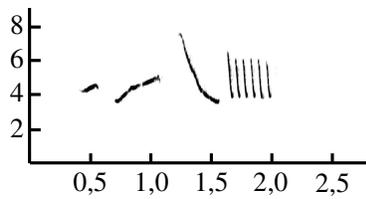
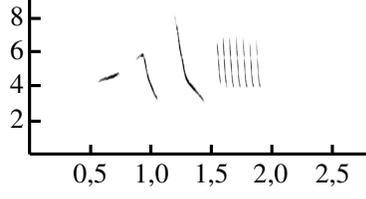
Canto	Experimento	Int. de trino (ms)	Amplitud efectiva	Espectrograma (kHz vs. seg)
1	transmisión y playback	122	3720	
2	transmisión y playback	119	2235	
3	transmisión y playback	139	2132	
4	playback	125	1707	
5	playback	128	1172	

Canto	Experimento	Int. de trino (ms)	Amplitud efectiva	Espectrograma (kHz vs. seg)
6	playback	117	1519	
7	playback	112	1132	
8	transmisión y playback	113	1803	
9	transmisión y playback	123	2167	

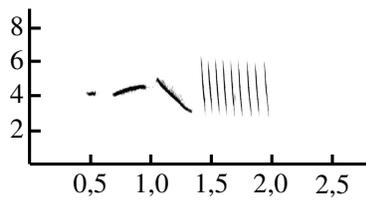
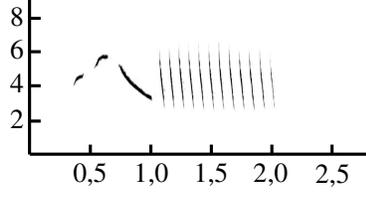
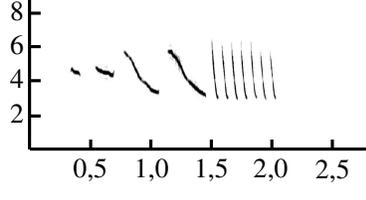
Magdalena, estepa

Canto	Experimento	Int. de trino (ms)	Amplitud efectiva	Espectrograma (kHz vs. seg)
1	transmisión y playback	51	1795	

Canto	Experimento	Int. de trino (ms)	Amplitud efectiva	Espectrograma (kHz vs. seg)
2	transmisión y playback	55	1393	
3	playback	56	1033	
4	transmisión y playback	65	2382	
5	transmisión y playback	59	1829	
6	playback	58	1309	
7	playback	59	873	

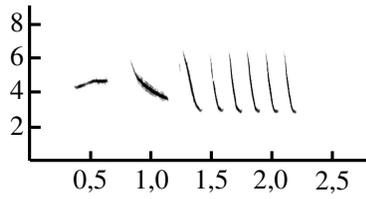
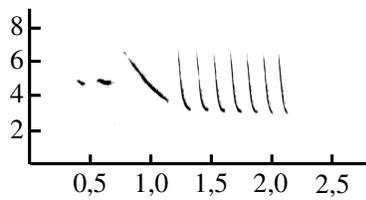
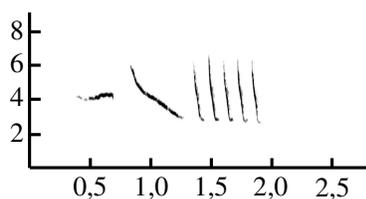
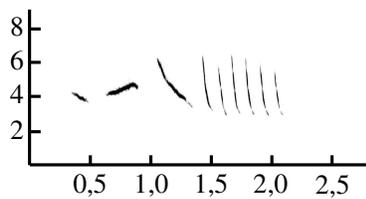
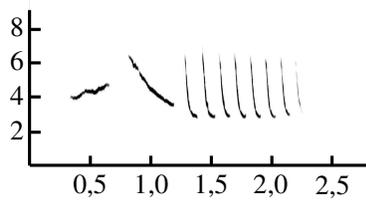
Canto	Experimento	Int. de trino (ms)	Amplitud efectiva	Espectrograma (kHz vs. seg)
8	transmisión y playback	63	1906	
9	playback	52	699	

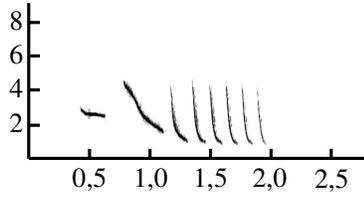
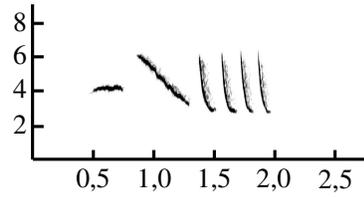
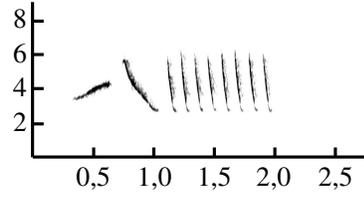
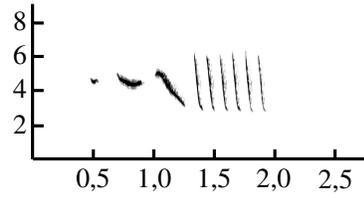
Guatraché, espinal

Canto	Experimento	Int. de trino (ms)	Amplitud efectiva	Espectrograma (kHz vs. seg)
1	transmisión y playback	65	1546	
2	playback	82	1403	
3	transmisión y playback	80	1637	

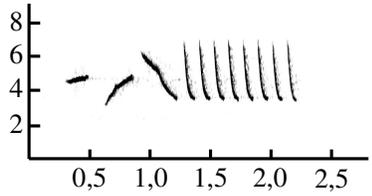
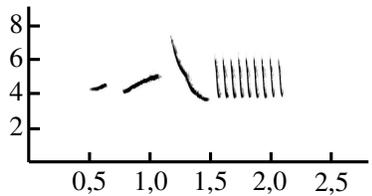
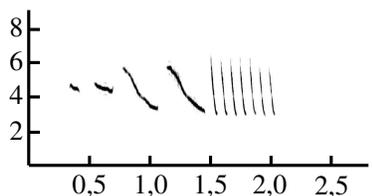
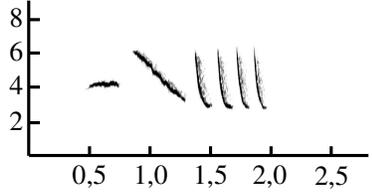
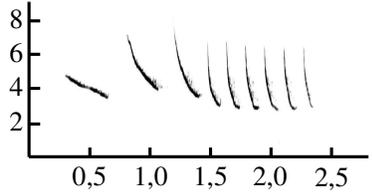
Canto	Experimento	Int. de trino (ms)	Amplitud efectiva	Espectrograma (kHz vs. seg)
4	transmisión y playback	55	1591	
5	playback	48	1309	
6	transmisión y playback	60	2146	
7	transmisión y playback	79	1670	
8	playback	90	1364	
9	playback	81	1400	

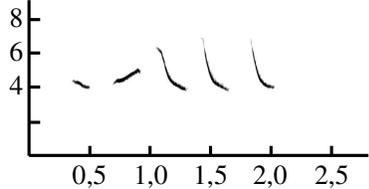
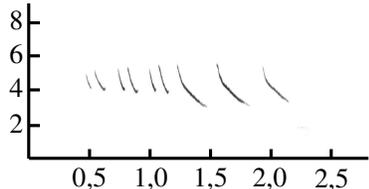
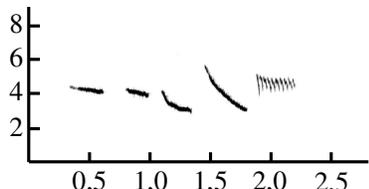
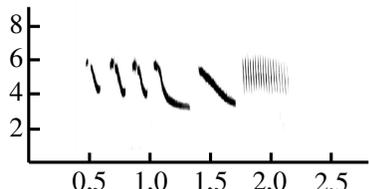
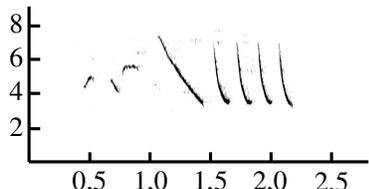
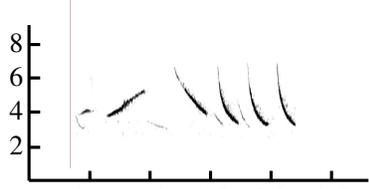
Guatraché, estepa

Canto	Experimento	Int. de trino (ms)	Amplitud efectiva	Espectrograma (kHz vs. seg)
1	playback	152	1472	
2	transmisión y playback	137	1600	
3	playback	119	1440	
4	playback	116	1512	
5	transmisión y playback	130	1595	

Canto	Experimento	Int. de trino (ms)	Amplitud efectiva	Espectrograma (kHz vs. seg)
6	playback	142	1444	
7	transmisión y playback	160	2315	
8	transmisión y playback	112	1672	
9	transmisión y playback	105	1751	

APÉNDICE 2: CARACTERÍSTICAS Y ESPECTROGRAMAS DE LOS DIALECTOS UTILIZADOS PARA EL ANÁLISIS DE INTERDEPENDENCIA ENTRE VARIABLES Y LA APLICACIÓN DEL MODELO DE FONACIÓN

Dialecto	Cantidad de cantos utilizados	Int. de trino promedio (ms)	Espectrograma de un canto típico (kHz vs. seg)
Talar, Magdalena	3	124	
Estepa, Magdalena	3	62	
Espinal, Guatraché	3	77	
Estepa, Guatraché	3	130	
Palmar, Colón, Entre Ríos	3	171	

Dialecto	Cantidad de cantos utilizados	Int. de trino promedio (ms)	Espectrograma de un canto típico (kHz vs. seg)
Iberá, Corrientes	2	361	
Punta Tombo, Chubut	3	342	
Capilla del Monte, Córdoba	1	33	
Cuyo, Laguna Amarga, La Pampa	1	21	
Bosque de alisos, noroeste argentino	1	173	
Bosque de transición, noroeste argentino	1	238	

Dialecto	Cantidad de cantos utilizados	Int. de trino promedio (ms)	Espectrograma de un canto típico (kHz vs. seg)
Chaco, noroeste argentino	2	74	
Estepa, noroeste argentino	3	18	
Puna, noroeste argentino	1	10	
Monte, noroeste argentino	1	334	
Desierto, Mendoza	1	13	