

Cuernavaca, Mor.,_04 de Noviembre del 2020

DRA. DULCE MARÍA ARIAS ATAIDE
DIRECTORA GENERAL DE SERVICIOS ESCOLARES, UAEM.
P R E S E N T E.

Por este conducto comunico a Usted, que he revisado el documento que presenta el Pasante de Biólogo: **C. Mario Efraín Flores Rodríguez**, con el título del trabajo **Adaptación acústica vocal de la Chara de San Blas (*Cyanocorax sanblasianus*) con relación al cambio natural en la estructura del hábitat en la costa de Jalisco, México**. En calidad de miembro de la comisión revisora, expreso la siguiente decisión:

VOTO A FAVOR: Le doy mi voto a favor

VOTO EN CONTRA: _____

NECESITA AGREGAR O ELIMINAR ALGO: Nada

COMENTARIOS: El alumno cumplió satisfactoriamente con la redacción de su tesis

ATENTAMENTE



DR. ADOLFO CHRISTIAN MONTES MEDINA

Morelia, Michoacán, a 13 de noviembre del 2020

DRA. DULCE MARÍA ARIAS ATAIDE
DIRECTORA GENERAL DE SERVICIOS ESCOLARES, UAEM.
P R E S E N T E.

Por este conducto comunico a Usted, que he revisado el documento que presenta el Pasante de Biólogo: **C. Mario Efraín Flores Rodríguez**, con el título del trabajo **Adaptación acústica vocal de la Chara de San Blas (*Cyanocorax sanblasianus*) con relación al cambio natural en la estructura del hábitat en la costa de Jalisco, México**. En calidad de miembro de la comisión revisora, expreso la siguiente decisión:

VOTO A FAVOR:

VOTO EN CONTRA: _____

NECESITA AGREGAR O ELIMINAR ALGO: Los cambios requeridos son pocos y principalmente de estilo.

COMENTARIOS: Los cambios a realizarse pueden ser consultados en el texto de la tesis.

A T E N T A M E N T E



DR. JORGE ERNESTO SCHONDUBE FRIEDEWOLD

Cuernavaca, Mor., 02

DRA. DULCE MARÍA ARIAS ATAIDE
DIRECTORA GENERAL DE SERVICIOS ESCOLARES, UAEM.
P R E S E N T E.

Por este conducto comunico a Usted, que he revisado el documento que presenta el Pasante de Biólogo: **C. Mario Efraín Flores Rodríguez**, con el título del trabajo **Adaptación acústica vocal de la Chara de San Blas (*Cyanocorax sanblasianus*) con relación al cambio natural en la estructura del hábitat en la costa de Jalisco, México**. En calidad de miembro de la comisión revisora, expreso la siguiente decisión:

VOTO A FAVOR: Si _____

VOTO EN CONTRA: _____

NECESITA AGREGAR O ELIMINAR ALGO: _____

COMENTARIOS: _____

ATENTAMENTE



DRA. MARÍA MARCELA OSORIO BERISTAIN



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL
ESTADO DE MORELOS

Se expide el presente documento firmado electrónicamente de conformidad con el ACUERDO GENERAL PARA LA CONTINUIDAD DEL FUNCIONAMIENTO DE LA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE MORELOS DURANTE LA EMERGENCIA SANITARIA PROVOCADA POR EL VIRUS SARS-COV2 (COVID-19) emitido el 27 de abril del 2020.

El presente documento cuenta con la firma electrónica UAEM del funcionario universitario competente, amparada por un certificado vigente a la fecha de su elaboración y es válido de conformidad con los LINEAMIENTOS EN MATERIA DE FIRMA ELECTRÓNICA PARA LA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE ESTADO DE MORELOS emitidos el 13 de noviembre del 2019 mediante circular No. 32.

Sello electrónico

MARIA MARCELA OSORIO BERISTAIN | Fecha:2020-11-02 14:16:06 | Firmante

jYCpPtp04UXBmS51tH7u03hRX8mN7Obq3K5f5N6v6YO0qsHj0l7WXqEK1i2QPHNnalAR7KUxjCR7AJklGu+aTtqaEbPbL9+8tuARwc0piH0KSa/tRdJ3EV+XqxcR3Ou+Nag/EHZ+UuFKGqNrlLvCijrOcYg+XH/K1MHX4zO6lJ1WX1g9GS/1bpBQ3xcYq6oGOjrv+hsgjUGNUIQb+i7TcAki6ZrmAkEa7vflS3wTfDfe2l8KuUqPjp1hxu/xTYvMVuWgZ90QnuWrF5jVxpl7dCUM1gox/UmCnGU47vAQwGqH1gCWUANunrt2hQMhwl2o3P7H4wNQL+YkDsQPWTe1YAw==

Puede verificar la autenticidad del documento en la siguiente dirección electrónica o escaneando el código QR ingresando la siguiente clave:



[aQ9qhd](#)

<https://efirma.uaem.mx/noRepudio/aRRqTgruJyZmOUYL8UGDqkMe1QM907m1>



Cuernavaca, Mor., 3 de noviembre del 2020.

DRA. DULCE MARÍA ARIAS ATAIDE
DIRECTORA GENERAL DE SERVICIOS ESCOLARES, UAEM.
P R E S E N T E.

Por este conducto comunico a Usted, que he revisado el documento que presenta el Pasante de Biólogo: **C. Mario Efraín Flores Rodríguez**, con el título del trabajo **Adaptación acústica vocal de la Chara de San Blas (*Cyanocorax sanblasianus*) con relación al cambio natural en la estructura del hábitat en la costa de Jalisco, México**. En calidad de miembro de la comisión revisora, expreso la siguiente decisión:

VOTO A FAVOR: Si, voto a favor _____

VOTO EN CONTRA: _____

NECESITA AGREGAR O ELIMINAR ALGO: Hacer correcciones en la portada _____

COMENTARIOS: Las tablas y figuras deben distinguirse del texto general. Felicitaciones, excelente trabajo _____

A T E N T A M E N T E



DR. FERNANDO URBINA TORRES



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL
ESTADO DE MORELOS

Se expide el presente documento firmado electrónicamente de conformidad con el ACUERDO GENERAL PARA LA CONTINUIDAD DEL FUNCIONAMIENTO DE LA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE MORELOS DURANTE LA EMERGENCIA SANITARIA PROVOCADA POR EL VIRUS SARS-COV2 (COVID-19) emitido el 27 de abril del 2020.

El presente documento cuenta con la firma electrónica UAEM del funcionario universitario competente, amparada por un certificado vigente a la fecha de su elaboración y es válido de conformidad con los LINEAMIENTOS EN MATERIA DE FIRMA ELECTRÓNICA PARA LA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE ESTADO DE MORELOS emitidos el 13 de noviembre del 2019 mediante circular No. 32.

Sello electrónico

FERNANDO URBINA TORRES | Fecha:2020-11-04 09:08:55 | Firmante

KEafBsxuiS1hYTIN8QjW0vaFA0APLjJTnheVNmhfO4bPclUqx8SRnUq9WTh1mF032ydJISSq+QIT581Crr/J2vivSsM4Cgi9IV6hsJYsBhUjKnXqwJmKmvZICriUglzPCu3rub5W8xqo
oYDXEJLzgjH1GiqZUweM0QoIixCkazDRqWvjBmTiU+srzjTBcxGdK0oThainBJ19KED4sWHuBABs0BSkPRTqNEw9gOtwyvvUnE8JYZRiJCICYOpfyYfuWA49cOG1t/YInLs4b/9fo
sRK5xFvibRiGcTev+tE0EXO2hr5uHEpFRNwVZw8UStv2uKYjeRREvYt+Cp8NsRmqEw==

Puede verificar la autenticidad del documento en la siguiente dirección electrónica o
escaneando el código QR ingresando la siguiente clave:



5p40sH

<https://efirma.uaem.mx/noRepudio/8ABI9OBclDvxWktOFo5C22rqJU76Dqcz>





UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE MORELOS



FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

Licenciatura en Biología

Programa Educativo de Calidad *Acreditado* por el CACEB 2018-2023

Cuernavaca, Mor., 11 de noviembre 2020

DRA. DULCE MARÍA ARIAS ATAIDE
DIRECTORA GENERAL DE SERVICIOS ESCOLARES, UAEM.
P R E S E N T E.

Por este conducto comunico a Usted, que he revisado el documento que presenta el Pasante de Biólogo: **C. Mario Efraín Flores Rodríguez**, con el título del trabajo **Adaptación acústica vocal de la Chara de San Blas (*Cyanocorax sanblasianus*) con relación al cambio natural en la estructura del hábitat en la costa de Jalisco, México**. En calidad de miembro de la comisión revisora, expreso la siguiente decisión:

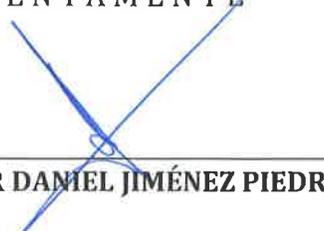
VOTO A FAVOR: si

VOTO EN CONTRA: _____

NECESITA AGREGAR O ELIMINAR ALGO: _____

COMENTARIOS: En el escrito

ATENTAMENTE


M. EN C. CESAR DANIEL JIMÉNEZ PIEDRAGIL



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL
ESTADO DE MORELOS

Se expide el presente documento firmado electrónicamente de conformidad con el ACUERDO GENERAL PARA LA CONTINUIDAD DEL FUNCIONAMIENTO DE LA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE MORELOS DURANTE LA EMERGENCIA SANITARIA PROVOCADA POR EL VIRUS SARS-COV2 (COVID-19) emitido el 27 de abril del 2020.

El presente documento cuenta con la firma electrónica UAEM del funcionario universitario competente, amparada por un certificado vigente a la fecha de su elaboración y es válido de conformidad con los LINEAMIENTOS EN MATERIA DE FIRMA ELECTRÓNICA PARA LA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE ESTADO DE MORELOS emitidos el 13 de noviembre del 2019 mediante circular No. 32.

Sello electrónico

CESAR DANIEL JIMENEZ PIEDRAGIL | Fecha:2020-11-11 11:38:03 | Firmante

qHBpaaJv9DDK10+EoNvWuK4k6o+qXOI47rFXAFajaVg9nPH+ws+2lCxsyTTkyregPRuBoQvtYt8JINY2B+oTvwC7rpL62v54FwQSug+pd9YAQkPu+acqM3mz8oqedO8RABBUARhT8vE+94c4ezstWGRgYIAhVjdf1DFBjyzvYNDgMg+GQyiQWqBaQV9G4WZ4kumJPkY8uhuxHBtyRTS/ouAvQPcICETwbVWHyif+Pye83S83GVemH3JQTlcZ+4JfxwKgfWcvZx+YIZwo1FARZFz5lLd/FJM6T3m5LLoS1MluQHVhBjjjZi8MW7GcbWJrxZHQUFbuEuJDOFw0yq3Q==

Puede verificar la autenticidad del documento en la siguiente dirección electrónica o escaneando el código QR ingresando la siguiente clave:



0AdVLP

<https://efirma.uaem.mx/noRepudio/tOo4IZjUW46uss0UXYyi5pGjWsOhEBsG>





**UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE
MORELOS**

FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

**ADAPTACIÓN ACÚSTICA VOCAL DE LA CHARA DE SAN
BLAS (*Cyanocorax sanblasianus*) CON RELACIÓN AL CAMBIO
NATURAL EN LA ESTRUCTURA DEL HÁBITAT EN LA
COSTA DE JALISCO, MÉXICO**

TESIS PROFESIONAL

PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

B I O L O G O

P R E S E N T A:

MARIO EFRAÍN FLORES RODRÍGUEZ

DIRECTOR O CODIRECTORES

DR. ADOLFO CHRISTIAN MONTES MEDINA

CUERNAVACA, MORELOS

11, 2020

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a todas las personas que hicieron este proyecto posible, en especial de manera académica al Dr. Christian Montes, quien me ha brindado todo el apoyo y se ha convertido no solamente en un ideal académico y científico, sino también en un gran amigo. A mis maestros de Ornitología, el Dr. Fernando Urbina y el M. en C. César Jiménez, quienes me han inspirado al estudio de las aves ayudándome a consolidar el interés personal por la comunicación y el comportamiento animal, la bioacústica y el amplio mundo de la ecología. A la Dra. Marcela Osorio por ser integrante de mi comité sinodal, al igual que el Dr. Jorge E. Schondube, quien además nos ha brindado su apoyo por parte del Laboratorio de Ecología Funcional del Instituto de Investigaciones en Ecología y Sustentabilidad UNAM. También agradezco a la Dra. Katherine Renton, a la Estación de Biología Chamela de la UNAM y a la Fundación Ecológica Cuixmala, porque su apoyo ha sido fundamental para este proyecto. Así mismo he de mencionar a la Facultad de Ciencias Biológicas de la UAEM y al Instituto de Biología de la UNAM por sus grandes labores como entidades académicas en la formación de profesionales de las Ciencias Biológicas.

A mi familia y amigos por su apoyo incondicional.

“Gracias totales” (Ceratti, 2007).

CONTENIDO

	Página
RESUMEN	10
INTRODUCCIÓN	11
MARCO TEÓRICO	11
ANTECEDENTES	14
JUSTIFICACIÓN	19
OBJETIVO	19
HIPÓTESIS	19
PREDICCIONES	20
ÁREA DE ESTUDIO	20
-Ubicación.....	20
-Clima.....	20
-Vegetación.....	21
MÉTODO	21
-Obtención de grabaciones.....	21
-Análisis de vocalizaciones.....	22
-Medidas de vegetación.....	24
-Análisis estadístico.....	26
RESULTADOS	27
-Relación entre temporada y cobertura.....	27
-Análisis Nota R.....	30
-Análisis Nota Q.....	41

DISCUSIÓN.....	51
CONCLUSIÓN.....	60
REFERENCIAS.....	62

ÍNDICE DE TABLAS

	Página
Tabla 1: Promedio \pm desviación estándar para las 5 variables de frecuencia y tiempo registradas para la nota R en temporada de secas y lluvias. De acuerdo a la distribución de los datos, se calcularon pruebas de Mann-Whitney (W) o ANOVA (F) entre temporadas ($P < 0.05$)	30
Tabla 2: Promedio \pm desviación estándar para las 5 variables de frecuencia y tiempo registradas para la nota R, separadas por porcentajes de cobertura (% cobertura $>$ mediana = 1, % cobertura $<$ mediana = 0). De acuerdo a la distribución de los datos, se calcularon pruebas de Mann-Whitney (W) o ANOVA (F) entre grupos ($P < 0.05$)	32
Tabla 3: Promedio \pm desviación estándar para las 5 variables de frecuencia y tiempo registradas para la nota R, separadas por la distancia promedio a la cuadrícula (DPC $>$ mediana = 1, DPC $<$ mediana = 0). De acuerdo a la distribución de los datos, se calcularon pruebas de Mann-Whitney (W) o ANOVA (F) entre grupos ($P < 0.05$)	33
Tabla 4: Resultados del análisis de correlación entre el porcentaje de cobertura vertical y las 5 variables de frecuencia y temporales de la nota R	34
Tabla 5: Resultados del análisis de correlación entre la distancia promedio a la cuadrícula (DPC) y las 5 variables de frecuencia y temporales de la nota R	37
Tabla 6: Promedio \pm desviación estándar para las 4 variables de frecuencia y tiempo registradas para la nota Q, separadas por temporada de secas y	42

lluvias. De acuerdo a la distribución de los datos, se calcularon pruebas de Mann-Whitney (W) o ANOVA (F) entre temporadas ($P < 0.05$)

Tabla 7: Promedio \pm desviación estándar para las 4 variables de frecuencia y tiempo registradas para la nota Q, separadas por porcentaje de cobertura vertical. De acuerdo a la distribución de los datos, se calcularon pruebas de Mann-Whitney (W) o ANOVA (F) entre grupos ($P < 0.05$) **44**

Tabla 8: Promedio \pm desviación estándar para las 4 variables de frecuencia y temporales registradas para la nota Q, separadas por la distancia promedio a la cuadrícula ($DPC > \text{mediana} = 1$, $DPC < \text{mediana} = 0$). De acuerdo a la distribución de los datos, se calcularon pruebas de Mann-Whitney (W) o ANOVA (F) entre grupos ($P < 0.05$) **45**

Tabla 9: Resultados del análisis de correlación entre el porcentaje de cobertura vertical y las 4 variables de frecuencia y tiempo de la nota Q. **46**
Nótese una relación no significativa con la variable TTQ

Tabla 10: Resultados del análisis de correlación entre la distancia promedio a la cuadrícula (DPC) y las 4 variables de frecuencia y tiempo de la nota Q **48**

ÍNDICE DE FIGURAS

	Página
Figura 1: Representación espectrográfica de las notas empleadas para el análisis emitidas por la Chara de San Blas: a) Nota R mostrando las 5 variables registradas: Frecuencia Máxima 1(FM1), Frecuencia Máxima 2 (FM2), Frecuencia Máxima 3 (FM3), Tiempo 1 (T1) y Tiempo Total (TT). b) Representación espectrográfica de la nota Q mostrando las 4 variables registradas: Frecuencia Máxima 1 (FMQ1), Frecuencia Intermedia (FI), Frecuencia mínima (Fmin) y Tiempo Total (TTQ)	23
Figura 2: Software GAP Light Analyzer 2.0 mostrando un ejemplo fotográfico hemisférico de un sitio de grabación	25
Figura 3: Método para la estimación de la cobertura vegetal horizontal, mostrando la cuadrícula con las tres alturas marcadas (Modificada de Bibby <i>et al.</i> 2000)	26
Figura 4: Comparación entre temporadas para el porcentaje de cobertura vertical	28
Figura 5: Comparación entre ambas temporadas para la distancia promedio a la cuadrícula (DPC), estimador de la densidad vegetal de manera horizontal	29
Figura 6: Relación entre el porcentaje de cobertura vertical para cada sitio de grabación y la distancia promedio a la cuadrícula (DPC) o cobertura horizontal, la línea punteada representa una línea de tendencia	30

Figura 7: Promedios \pm DE de las variables de frecuencia (FM1, FM2 y FM3) de la nota R separadas por temporada (secas y luvias)	31
Figura 8: Promedios \pm DE de las variables de tiempo (T1 y TT) de la nota R separadas por temporada	32
Figura 9: Correlación entre las variables de frecuencia y el porcentaje de cobertura: A) frecuencia máxima 1 (FM1) y la cobertura horizontal, B) Frecuencia máxima 2 (FM2) y la cobertura horizontal, y C) Frecuencia máxima 3 (FM3) con la cobertura horizontal. La línea punteada representa la tendencia de la asociación (r)	36
Figura 10: Asociación entre las variables temporales y la cobertura vegetal horizontal: A) Variable de Tiempo 1 (T1) y B) Tiempo Total (TT). La línea punteada representa la tendencia de la asociación (r)	36
Figura 11: Correlación entre las variables de frecuencia y la distancia promedio a la cuadrícula (DPC): A) frecuencia máxima 1 (FM1), B) Frecuencia máxima 2 (FM2) y la distancia promedio a 1.5 m de altura de la cuadrícula (DPC) y C) Frecuencia máxima 3 (FM3). La línea punteada representa la tendencia de la asociación (r)	39
Figura 12: Asociación entre las variables temporales y la distancia promedio a la cuadrícula (DPC): A) Variable de Tiempo 1 (T1) y B) Tiempo Total (TT). La línea punteada representa la tendencia de la asociación (r)	40

Figura 13: Representación gráfica mostrando las diferencias que existen entre las temporadas de secas y lluvias a partir de los dos componentes principales: PC1 (FM1, FM2 y FM3) y PC2 (T1 y TT)	41
Figura 14: Promedios \pm DE para las variables de frecuencia (FMQ1, FI y Fmin) de la nota Q separadas por temporadas	43
Figura 15: Promedio \pm DE de la variable temporal TTQ para la nota Q separada por temporadas	44
Figura 16: Correlación significativa entre las variables de la nota Q y el porcentaje de cobertura vertical: A) frecuencia máxima 1(FMQ1); B) Frecuencia Intermedia (FI) y C) Frecuencia Mínima (Fmin). La línea punteada representa la tendencia de la asociación (r)	48
Figura 17: Asociación entre las variables registradas sobre la nota Q y la distancia promedio a la cuadrícula: A) Frecuencia máxima 1(FMQ1); B) Frecuencia Intermedia (FI); C) Frecuencia Mínima (Fmin) y D) Tiempo total (TTQ). La línea punteada representa la tendencia de la asociación (r)	50
Figura 18: Representación gráfica mostrando las diferencias espaciales entre temporadas de secas y lluvias a partir de los componentes principales PC1 (FI) y PC2 (FMQ1, Fmin y TTQ)	51
Figura 19: Diagrama representativo de la nota Q, comparando la estructura de la nota en ambas temporadas. Nótese la disminución en la frecuencia máxima y el aumento en la frecuencia mínima durante la temporada de lluvias. a) Secas y b) Lluvias	59

RESUMEN

La estructura del hábitat puede modificar la comunicación vocal en aves, por lo que las especies han desarrollado estrategias para optimizar y mejorar la comunicación. Esta adaptación vocal al hábitat puede ocurrir en una escala evolutiva amplia (Hipótesis de Adaptación Acústica) o una escala temporal corta (Plasticidad fenotípica), sin embargo, se desconoce la capacidad de adaptación vocal en aves para un periodo de tiempo intermedio con cambios naturales en la estructura del hábitat. Por lo tanto, en este estudio buscamos conocer la existencia de la adaptación vocal de la Chara de San Blas (*Cyanocorax sanblasianus*) ante los cambios en la estructura vegetal provocada durante dos temporadas (secas y lluvias) en la selva baja caducifolia de la costa del pacífico mexicano. Durante Mayo y Septiembre de 2018, se obtuvieron grabaciones de las notas más emitidas por la Chara de San Blas (nota R y nota Q), registrando 5 y 4 variables de frecuencia y tiempo respectivamente. Las variables registradas fueron comparadas entre temporadas y entre porcentajes de cobertura vegetal (del sitio donde se emitieron) usando pruebas estadísticas de Mann-Whitney o ANOVA, dependiendo de la distribución de los datos. También se aplicaron correlaciones de Pearson o Spearman, para conocer la relación entre cada variable registrada y las medidas de vegetación obtenidas. En general ambas notas emitidas por las Charas de San Blas tuvieron diferencias significativas entre temporadas y coberturas, obteniendo menores frecuencias y mayor duración durante la temporada de lluvias (mayor cobertura vegetal). Nuestros resultados sugieren un mecanismo de adaptación vocal relacionado con la estructura vegetal que se modifica cada año, con

adaptaciones similares a las reportadas en la Hipótesis de Adaptación acústica y a la plasticidad vocal, sin embargo, la diferencia es que ocurren en un periodo de tiempo intermedio, lo cual no se había reportado antes para otra especie de ave. Las vocalizaciones emitidas por la Chara de San Blas se modificarían probablemente para optimizar la comunicación vocal adaptándose a la estructura vegetal, algo que podría ser importante para la especie debido a sus hábitos sociales y estilo de vida.

Palabras clave: Adaptación acústica, comunicación vocal, Chara de San Blas, bosque seco, ajuste vocal.

INTRODUCCIÓN

MARCO TEÓRICO

Definimos a la comunicación como el rasgo, acción o estructura por parte de un individuo que altera el comportamiento de otro en un contexto adaptativo (Wilson 1975) y que ha evolucionado para ese propósito (Bradbury y Vehrencamp 1998, Maynard-Smith y Harper 2003, Scott-Phillips 2008). Dentro de la comunicación, la comunicación acústica utiliza señales como vocalizaciones o sonidos mecánicos, las cuales son de gran importancia para muchas especies animales incluyendo invertebrados, anfibios, mamíferos y aves (Bradbury y Vehrencamp 1998, Rogers y Kaplan 2000). En aves la comunicación acústica puede ser de tres tipos: vocal que se origina en la siringe, un órgano vocal compuesto por dos cuerdas ubicado cerca de la unión de los dos bronquios primarios y la tráquea (Gaunt y Nowicki 1998,

Suthers 1999); mecánica cuando utilizan alguna parte del cuerpo como plumas especializadas, golpeteos con las alas, golpes con el pico e instrumental cuando emplean algún instrumento externo para producir sonidos bajo un contexto social (Baptista y Kroodsma 2001). Dentro de la comunicación vocal, las aves emiten generalmente dos tipos de vocalizaciones: cantos y llamados, donde los cantos son en su mayoría vocalizaciones compuestas por frases de una o más sílabas o notas, usualmente más complejos que los llamados y se emplean principalmente por machos en periodo reproductivo (Boncarglio y Saino 2007); mientras que los llamados son generalmente vocalizaciones cortas compuestas por una nota o sílaba y son emitidos por todos los individuos (hembras, machos y juveniles) en cualquier época del año (Marler y Slabbekoorn 2004)

La transmisión de las señales acústicas depende principalmente del medio por el cual viaja el sonido, así como factores bióticos (por ejemplo, la vegetación), y factores abióticos (por ejemplo, temperatura, humedad o dirección del viento) que obstaculizan o modifican la transmisión de las señales (Michellsen 1983, Morton 1986, Boncarglio y Saino 2007). Estas propiedades del hábitat pueden producir diversos fenómenos físicos que afectan la transmisión de las señales entre los que destacan la atenuación, que se define como la disminución progresiva de la intensidad energética de una señal que toma lugar a medida que aumenta la distancia de propagación (Forrest 1994), la reflexión como aquella porción de la energía que rebota o se refleja al entrar en contacto con un objeto, la difracción como la parte de la energía que es redireccionada gracias a la interacción con un obstáculo y la absorción que ocurre cuando la energía de una onda sonora incide

sobre una superficie y una porción de esta energía se absorbe sobre la misma (Avilés y Perera 2017). Estos fenómenos suceden principalmente en espacios con una estructura del hábitat compleja (por ejemplo, vegetación densa) y/o cuando la comunicación se realiza a larga distancia (Slabbekoorn 2004, Wiley y Richards 1978, 1982).

Las aves emiten sus vocalizaciones con ciertas características que permiten la correcta transmisión de mensajes, sin embargo, debido a que el hábitat no es homogéneo, pueden modificar sus vocalizaciones para mejorar la transmisión de las señales, con una complejidad mayor generalmente en hábitats complejos - vegetación densa, condiciones ambientales cambiantes, contaminación sonora, etc.- (Morton 1975). Diversos estudios reportan que las vocalizaciones emitidas por aves a bajas frecuencias conservan mejor sus características en contraste con aquellas emitidas a mayores frecuencias cuando se llevan a cabo en espacios con vegetación densa o comunicación a larga distancia (Marten 1980, Morton 1986, Slabbekoorn y Smith 2002). Además, también se ha observado que las aves en espacios abiertos emiten vocalizaciones con mayor ancho de banda, mayor cantidad de armónicos y mayor velocidad de emisión que aquellas que se encuentran en áreas boscosas (Blumstein y Turner 2005). En el contexto de contaminación sonora (ruido ambiental o ruido urbano) también se ha sugerido que los animales son capaces de modificar la duración de señales breves para reducir el enmascaramiento por sonidos sobrelapados (Brumm *et al* 2004). Por ejemplo, Brumm *et al.* (2004) encontraron que el Titi Común (*Callithrix jacchus*) incrementó la duración de algunas sílabas (llamados breves) como respuesta al incremento de

ruido blanco inducido. Estas características de adaptación vocal pueden ocurrir en una escala de tiempo corto o en largos periodos de tiempo. Cuando estas características de adaptación vocal ocurren en una escala de tiempo corto (minutos, segundos) pueden atribuirse a la plasticidad fenotípica o contextual, que hace referencia a la variación en el comportamiento como una función relacionada con el estímulo externo (contexto) (Ord *et al.* 2010). Por otro lado, cuando suceden bajo un periodo de tiempo largo y evolutivamente importante, se le conoce como Hipótesis de Adaptación Acústica (HAA), la cual establece que los animales que se comunican acústicamente adaptan sus vocalizaciones a las condiciones locales para optimizar la transmisión de la señal (Morton 1975) y sugiere una estrategia evolutiva para contrarrestar los efectos del ambiente que perjudican la calidad de las señales acústicas (Morton 1975, Wiley y Richards 1978, 1980, Ryan y Brenowitz 1985).

ANTECEDENTES

La estructura del hábitat ha sido considerada como una de las principales fuerzas promotoras de la evolución en la comunicación acústica de las aves (Boncarglio y Saino 2007). Una de las primeras ideas que vinculan la comunicación acústica con el hábitat es la Hipótesis de Adaptación Acústica (HAA), la cuál ha sido ampliamente estudiada principalmente de manera comparativa utilizando especies que habitan sitios con estructura vegetal diferente. Por ejemplo, Boncarglio y Saino (2007) reportaron para varias especies de aves que en sitios con vegetación densa presentaban vocalizaciones con menor frecuencia, rangos de frecuencia más estrechos e intervalos mayores entre notas y otros elementos en comparación con

sitios abiertos. Además, Seddon (2005) encontró resultados congruentes con la HAA en aves sub-oscinas (Thamnophilidae), donde las especies que habitualmente vocalizan en la copa del dosel o en sitios despejados producen vocalizaciones con mayores frecuencias en contraste con aquellas que vocalizan en espacios con vegetación cerrada. La HAA explica los cambios vocales adaptativos de las especies de acuerdo al hábitat en el que se distribuyen, sin embargo, los cambios que ocurren en las vocalizaciones durante un periodo de tiempo relativamente corto (minutos, horas) refieren mejor a la plasticidad fenotípica o plasticidad contextual, siendo la capacidad de los organismos para reaccionar conductualmente ante los cambios en el exterior y aplicar modificaciones para hacer más eficiente la comunicación (Schuster *et al.* 2012). La plasticidad en las señales se considera como un paso importante para la evolución de los sistemas de comunicación animal (Ord *et al.* 2010; Schuster, *et al.* 2012). Esta plasticidad contextual se ha reportado en aves, donde Potash (1972) registró el incremento en la intensidad y la tasa de emisión en las vocalizaciones de la Codorniz Japonesa (*Coturnix coturnix japonica*) como respuesta al aumento de ruido ambiental inducido. También existe evidencia del efecto de Lombard en la Martineta de Cresta (*Eudromia elegans*) (Schuster *et al.* 2012), siendo una forma de plasticidad contextual que refiere al fenómeno vocal involuntario en el que un animal vocalizando aumenta su amplitud vocal como respuesta al incremento de ruido ambiental (Brumm y Zollinger 2011). En otro estudio también se reportó el incremento en las frecuencias y en la duración de intervalos entre componentes vocales emitidos por el Verderón Rastrojejo (*Hylophillus flavipes*), así como el incremento en la duración de algunos componentes vocales emitidos por el Vireón Cejirrufo (*Cyclarhis gujanensis*) bajo

condiciones de alto ruido antropogénico (mayor a 40 dB), concluyendo que el efecto del ruido antropogénico genera variación en las vocalizaciones de ambas especies (Vargas y Prado 2014).

El bosque tropical caducifolio puede ser un hábitat complejo tratándose de comunicación vocal debido a la composición general del paisaje, y en particular, de la vegetación, siendo un conjunto muy diverso de plantas que se han especializado para sobrevivir en un medio constantemente cambiante, por lo que una de sus principales características es la pérdida del follaje durante la época seca del año (Bullock 1986, Rzedowski 1994). Para acoplarse vocalmente a las condiciones estructurales pensamos que las aves deben adaptarse vocalmente a los cambios en la vegetación que ocurren cada año en cuestión de meses, siendo un periodo de tiempo corto para ser considerado estrictamente como HAA, pero demasiado largo para considerarse convencionalmente como plasticidad contextual. A pesar de la importancia de la adaptación vocal ante estos cambios estructurales del ambiente a mediano plazo, no existen estudios que indiquen una adaptación vocal con respecto a la estructura del hábitat cambiante en una misma población.

La familia Corvidae es principalmente representada por cuervos, urracas, arrendajos, charas y cascanueces, distribuyéndose ampliamente por el mundo y especialmente en América. Algunos integrantes de la familia poseen importantes habilidades cognitivas como el razonamiento social y memoria compleja (Emery 2004), considerándolos también como uno de los grupos de aves más sociales (Goodwin 1986), desarrollando estructuras sociales complejas como sistemas comunales y coloniales (Clayton y Emery 2007). Vocalmente hablando, la familia

Corvidae se caracteriza por tener una amplia variedad de vocalizaciones, principalmente divididos en llamados o graznidos (Chamberlain *et al.* 1968, Palestrini y Rolando 1996) o en llamados tonales y chasquidos atonales (Laiolo 2001) que provienen de la capacidad morfológica de la siringe. De manera general estos llamados atienden distintos contextos conductuales siendo notas cortas para expresar advertencia, agresividad o ansiedad y notas largas para establecer contacto, ubicación o seguridad (Kuroda 1974). Dentro de esta familia, el género *Cyanocorax* (comúnmente conocidas como charas o urracas) se caracteriza por presentar al menos una corta cresta frontal y tienen colores azul, gris, blanco y negro (Ridgely y Tudor 2009) y distribuirse de manera Neotropical, desde el sur de Norteamérica hasta Sudamérica central. En general existen pocos estudios que abordan el tema de la comunicación vocal en el género *Cyanocorax* (Stoddart 1997, Ellis 2008). Hardy (1979) investigó por primera vez la comunicación vocal de aves del género *Cissilopha* (subgénero de *Cyanocorax*), donde describe las vocalizaciones de cuatro especies: Chara de San Blas (*C. sanblasiana*), Chara Sinaloense (*C. beecheii*), Urraca Shara (*C. melanocyanea*) y Chara yucateca (*C. yucatanica*) concluyendo que las especies sociales pueden presentar una gran variedad de vocalizaciones en contraste con aquellas de hábitos solitarios. Posteriormente, Anjos y Villeard (1993) analizaron el repertorio vocal de la Chara azul (*Cyanocorax caeruleus*), sugiriendo dos principales tipos de llamados aplicados en distintos contextos conductuales y catorce llamados básicos que al conjugarse componen diversos llamados intermedios. Por su parte, Benaim y Sainz (2015) analizan las vocalizaciones de la Chara Verde (*Cyanocorax yncas*) en un estudio que busca determinar dialectos a partir de las diferencias en algunos elementos de

las vocalizaciones de dos poblaciones en Venezuela. Sin embargo, no existen estudios que analicen las adaptaciones vocales al cambio en la estructura del hábitat en especies de la familia Corvidae.

La Chara de San Blas (*Cyanocorax sanblasianus*) es un ave paseriforme que forma parte de la familia Corvidae, con dos subespecies, la sureña (*C. sanblasianus sanblasianus*) y la norteña (*C. sanblasianus nelsoni*), las cuales no comparten área de distribución y se distinguen por sus llamados sociales y de alarma (Hardy y Raitt 1977). Esta especie es endémica de México y se distribuye por la costa del pacífico desde Nayarit hasta Oaxaca, generalmente asociada al Bosque Tropical Caducifolio, aunque también se le puede hallar en plantaciones de palma y huizacheras (Hardy 1976). Usualmente se les observa en grupos de 4 a 9 individuos (Hardy 1976), por lo que resulta de particular relevancia la efectiva comunicación vocal entre los individuos del grupo. La primera descripción de las vocalizaciones de la chara de San Blas reporta siete llamados principales, con llamados emitidos en varios contextos conductuales y otros específicos para algún contexto como alarma (Hardy 1979). Sin embargo, este estudio es cualitativo basado en onomatopeyas y las grabaciones se realizaron principalmente en hábitats perturbados, por lo que se desconoce información de la vocalización de la especie en hábitats conservados. Por lo tanto, en este trabajo investigamos la comunicación vocal de la Chara de San Blas en un hábitat de estructura cambiante a mediano plazo como es el bosque seco, midiendo algunas características estructurales (espectrales y temporales) de las vocalizaciones emitidas durante la temporada de lluvias y secas, de la costa de Jalisco, México.

JUSTIFICACIÓN

El estudio de la comunicación vocal animal, particularmente en aves, nos permite entender los procesos naturales, evolutivos y conductuales que los organismos enfrentan para optimizar la comunicación entre individuos y/o grupos. Los mecanismos de comunicación vocal y el panorama acústico en el que las aves se desenvuelven nos permiten comprender cómo las especies se enfrentan a la modificación del ambiente de forma natural, lo que potencialmente nos indicaría la capacidad de la especie para afrontar cambios antropológicos en el ambiente y su posible vulnerabilidad ante estos cambios.

OBJETIVO

Conocer si las Charas de San Blas (*Cyanocorax sanblasianus*) modifican sus vocalizaciones con relación al cambio estacional (secas y lluvias) de la estructura vegetal en la costa de Jalisco, México.

HIPÓTESIS

La Chara de San Blas modifica sus vocalizaciones con respecto a los cambios en la estructura del hábitat entre temporadas (secas y lluvias) para mejorar la transmisión de señales.

PREDICCIONES

P1: Las Charas de San Blas presentarán vocalizaciones con frecuencia más baja durante la temporada de lluvias, debido a que la vegetación es más densa y las señales acústicas se conservan mejor a bajas frecuencias durante su trayectoria entre la vegetación.

P2: La Chara de San Blas presentará vocalizaciones con mayor tiempo de duración en la temporada de lluvias en contraste con la temporada de secas, debido a que la vegetación es más densa y los sonidos más largos son menos susceptibles a la degradación.

ÁREA DE ESTUDIO

Ubicación

El presente estudio se realizó en la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala (RBCC) (19°22'N, 104°56'O - 19°35'N 105°03'O), en la costa del Pacífico mexicano. La RBCC forma parte del municipio La Huerta, Jalisco, localizada aproximadamente a 120 kilómetros al norte de Manzanillo, Colima y 200 kilómetros al sur de Puerto Vallarta, Jalisco a lo largo de la Carretera Federal 200. Comprende una superficie aproximada de 13,142 ha (Ceballos *et al.* 1999), de las cuales cerca del 80% resultan zonas núcleo abarcando 8,208 ha.

Clima

La RBC-C presenta un clima cálido subhúmedo (Bullock 1986) con una marcada estacionalidad dividida en dos partes principales: la época de lluvias y la época de secas. La sequía empieza en Noviembre y se extiende hasta Junio, aunque puede

verse interrumpida por algunas lluvias entre Diciembre y Enero (Noguera *et al.* 2002). Usualmente hay lluvia apreciable en un promedio de 52 días al año, con aproximadamente 5 lluvias fuertes (Noguera *et al.* 2002). La precipitación promedio anual es de 752 mm (García-Oliva *et al.* 1991), con una humedad relativa de la atmósfera arriba de 65% durante todo el año asociada al mar (García-Oliva *et al.* 2001) y una temperatura promedio anual de 24.6°C (1978 - 2000).

Vegetación

La vegetación principal es Bosque Tropical Caducifolio (BTC) o Selva Baja Caducifolia (SBC) con algunos parches de bosque tropical subcaducifolio y vegetación asociada a sistemas acuáticos como ríos, lagunas costeras y vegetación costera (Bullock 1986, Rzedowski 1994, Noruega *et al.* 2002). Las plantas pierden sus hojas durante un periodo de cinco a ocho meses en el año, el paisaje presenta generalmente un solo estrato arbóreo y sus árboles tienen una altura de 8 a 12 metros usualmente ramificados a baja altura (Trejo y Dirzo 2000).

MÉTODO

Obtención de grabaciones

Se realizaron grabaciones vocales de la chara de San Blas en vida libre dentro de la RBCC entre los meses de Junio y Septiembre del 2018, periodo que abarca la temporada de secas (la mayoría de los árboles carecen de hojas) y la temporada de lluvias (la vegetación reverdece y la cobertura vegetal aumenta considerablemente). Para ambas temporadas hicimos recorridos matutinos (8:00-11:30) y vespertinos (17:00 – 19:00) buscando grupos de Charas de San Blas

registrando el contexto conductual en el que emitían las vocalizaciones y la ubicación geográfica para cada sitio de grabación.

Las vocalizaciones fueron registradas empleando una grabadora portátil Tascam DR-40 v2 (TEAC Corporation) y un micrófono unidireccional Sennheiser ME66/k6 (Sennheiser electronic GmbH & Co. KG). Dirigimos el micrófono con la mayor precisión posible hacia la fuente de sonido, de preferencia evitando vegetación o cualquier otro elemento del medio que pueda interferir entre el objetivo y el micrófono, como ramas, troncos y otros objetos. Las grabaciones fueron almacenadas como archivos .WAV en 16 bit con una tasa de muestreo de 44.1 kHz en una tarjeta Security Digital (SD).

Análisis de vocalizaciones

Las grabaciones resultantes fueron visualizadas en espectrogramas utilizando el programa Raven Pro 1.5 (Cornell Laboratory of Ornithology, New York) aplicando las siguientes especificaciones: Ventana de Hann de 733 muestras, filtro de ancho de banda a 3 dB de 86.5 Hz, cuadrícula de frecuencias con tamaño en la Transformada discreta de Fourier de 1024 muestras con un espacio en la cuadrícula de 43.1 Hz; y en la cuadrícula de tiempo un tamaño de salto de 73 muestras con superposición de 90% promediando a 1 espectro. A partir del repertorio vocal de la Chara de San Blas (Montes-Medina *et al.* en preparación), seleccionamos las dos vocalizaciones más emitidas por la especie: la nota R y la nota Q (Figura 1). Una vez seleccionadas ambas notas en el espectrograma, se recortaron individualmente con ± 30 ms aquellas con la mejor calidad (visualización nítida en forma y duración) y poco ruido de fondo.

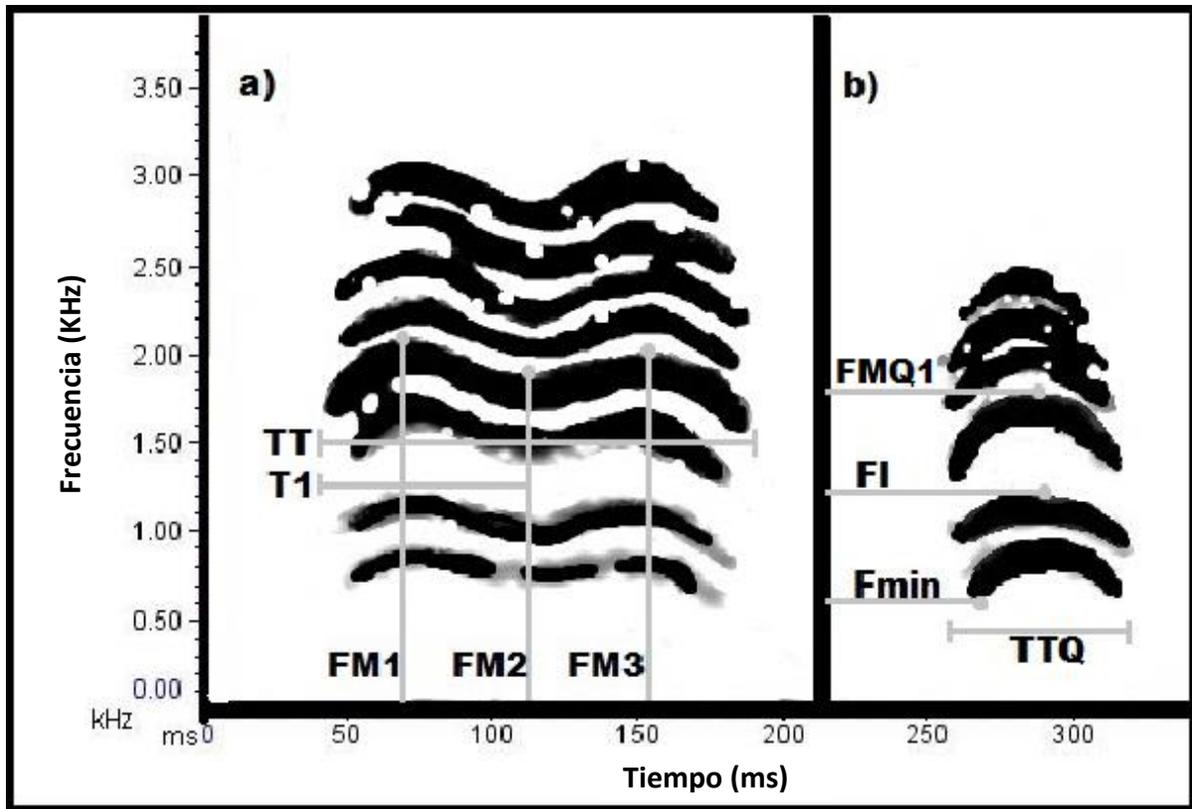


Figura 1. Representación espectrográfica de las notas empleadas para el análisis emitidas por la Chara de San Blas: a) Nota R mostrando las 5 variables registradas: Frecuencia Máxima 1(FM1), Frecuencia Máxima 2 (FM2), Frecuencia Máxima 3 (FM3), Tiempo 1 (T1) y Tiempo Total (TT). b) Representación espectrográfica de la nota Q mostrando las 4 variables registradas: Frecuencia Máxima 1 (FMQ1), Frecuencia Intermedia (FI), Frecuencia mínima (Fmin) y Tiempo Total (TTQ).

Para cada nota R se registraron 5 variables en total, tres variables de frecuencia sobre el armónico fundamental (elemento de la nota que se marca con mayor intensidad y claridad): FM1= Frecuencia mayor al primer pico, FM2= Frecuencia al declive y FM3= Frecuencia mayor al segundo pico; y dos variables temporales: T1= Tiempo desde el inicio de la nota hasta el declive intermedio y TT=

Tiempo total de la nota (Figura 1a). Por su parte, para la nota Q se midieron cuatro variables, tres de frecuencia: FMQ1= Frecuencia máxima del elemento intermedio, FI= Frecuencia intermedia y Fmin= Frecuencia mínima de la nota y una variable temporal: TTQ= Tiempo total (Figura 1b).

Medidas de vegetación

Para cada sitio donde registramos vocalizaciones de la Chara de San Blas realizamos dos medidas de cobertura vegetal, una medida vertical y otra horizontal. Para la cobertura vertical se capturó una imagen de cada sitio con una cámara fotográfica Canon 6D (Canon Inc.) utilizando un lente gran angular Ef 8-15 mm f / 4 L USM (para un campo de visión de 180°) y un trípode orientando la imagen hacia el dosel arbóreo en una posición perpendicular al suelo, evitando las montañas y direccionando la parte superior de la foto hacia el norte (Promis y Cruz 2009). Posteriormente, se realizó el análisis de las fotografías tomadas empleando el programa Gap Light Analyzer (Frazer *et al.* 1999), utilizando un contraste entre blancos y negros que represente mejor las estructuras presentes en la misma fotografía, esto para conocer el porcentaje de la foto que está cubierta por vegetación (Figura 2). Finalmente, empleamos el valor de porcentaje de apertura del dosel (*Canopy openness%*) que arrojó el programa y calculamos el porcentaje de cobertura vertical restándole al 100% la apertura, quedándonos con la cobertura.

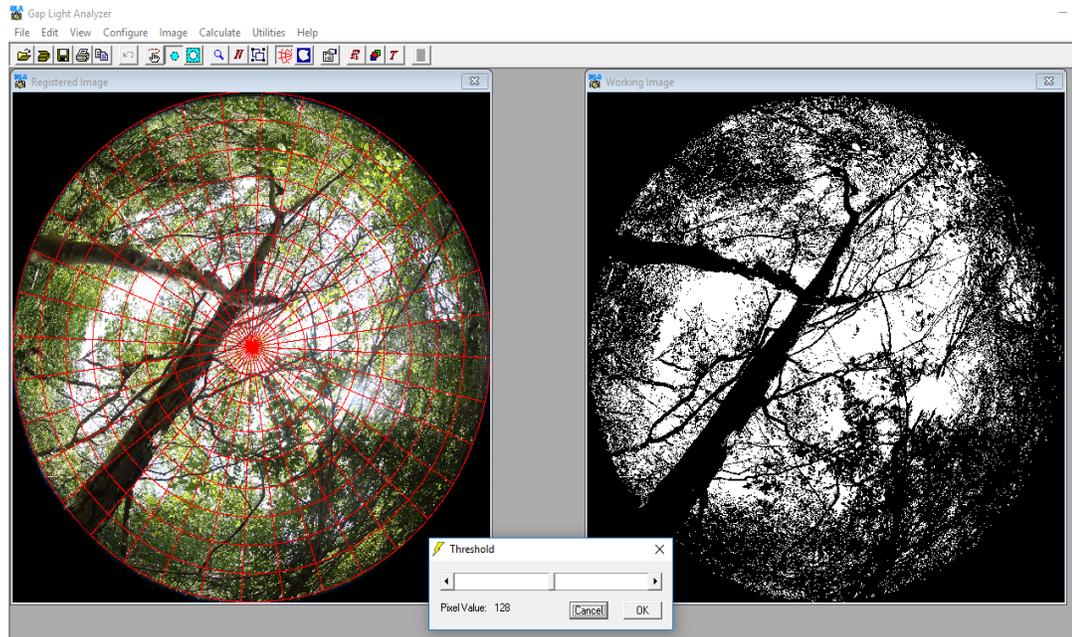


Figura 2. Software GAP Light Analyzer 2.0 mostrando un ejemplo fotográfico hemisférico de un sitio de grabación.

Para la cobertura horizontal, empleamos la distancia promedio a la cuadrícula (DPC, modificado de Bibby *et al.* 2000), el cual por medio de una lámina a cuadros de 1.5 m de alto y 1m de ancho registramos la distancia en la que se pierde de vista más del 50% del total de la cuadrícula (por obstrucción debido a la vegetación) para tres alturas diferentes: 0.5m, 1m, y 1.5m (Figura 3). Este proceso se aplicó dos veces en cada punto de grabación, obteniendo un promedio entre ambas lecturas que se empleó en los análisis. Para ambas medidas de cobertura (vertical y horizontal) dividimos los porcentajes resultantes en dos grupos divididos por la mediana y dándoles valores de ceros y uno; donde cero corresponde a valores menores a la mediana y uno a valores mayores a la mediana.

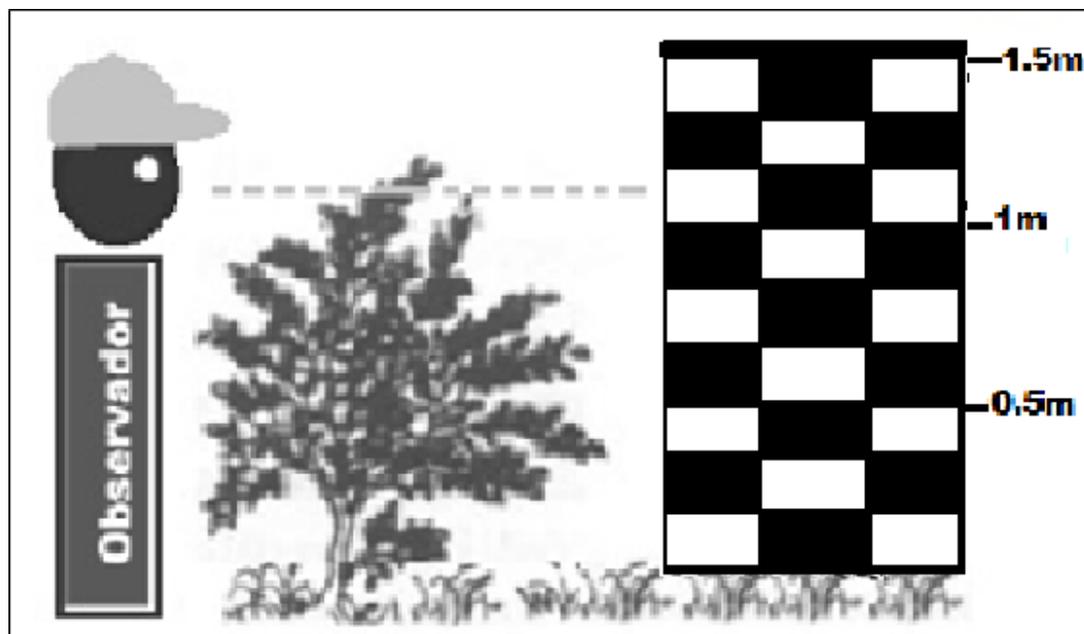


Figura 3: Método para la estimación de la cobertura vegetal horizontal, mostrando la cuadrícula con las tres alturas marcadas (Modificada de Bibby *et al.* 2000).

Análisis estadístico

Aplicamos una prueba de ji cuadrada para comprobar si existía una asociación entre la temporada (secas y lluvia) y la cobertura vegetal (horizontal y vertical). Posteriormente, para conocer si existe una relación entre el desempeño vocal de las Charas de San Blas con la temporada del año (secas y lluvias) o la cobertura vegetal (Horizontal y vertical) realizamos tres análisis generales para cada tipo de nota (nota R y Q). Primero, se realizaron correlaciones de Pearson o Spearman (dependiendo de la distribución de los datos) relacionando los valores de cobertura vertical y horizontal (empleando todos los sitios donde se registraron las notas R y Q sin repetir) y las variables de frecuencia o tiempo de cada nota, graficando cada una de las relaciones. Segundo, realizamos pruebas no paramétricas U de Mann –

Whitney para los valores con distribución no normal, así como ANOVA para aquellos de distribución normal, buscando conocer las posibles diferencias en cada variable entre temporadas (secas y lluvias), y entre los grupos de cobertura vegetal (vertical y horizontal). Por último, utilizamos un análisis de componentes principales (PCA) para resumir todas las variables espectrales y temporales en un conjunto reducido de valores (componentes principales) no correlacionados linealmente. Seleccionamos los componentes con autovalores o eigenvalues > 1 y utilizamos los primeros dos componentes principales para graficar y buscar diferencias espaciales entre temporadas. Se realizaron pruebas de Kolmogorov–Smirnov en cada variable para saber si presentaban una distribución normal ($P < 0.05$). Todos los análisis estadísticos se realizaron en el programa R versión 3.6.0 (R Core Team 2019), excepto el análisis de Componentes principales que se realizó empleando el programa SPSS versión 20 (IBM, Inc.).

RESULTADOS

Relación entre temporada y cobertura vegetal

Durante la temporada de secas en los sitios donde registramos las notas R, reportamos un promedio de cobertura vertical de $70.89 \pm 12.87\%$ y un DPC de 10.02 ± 2.52 m; mientras que para la temporada de lluvias obtuvimos un promedio de cobertura vertical de $90.40 \pm 6.34\%$ y un DPC de 4.52 ± 1.01 m (figura 4). Para los sitios donde obtuvimos notas Q registramos durante la temporada de secas un porcentaje de cobertura vertical de $66.63 \pm 12.89\%$ y un DCP de 10.62 ± 3.02 m, y

durante la temporada de lluvias una cobertura vertical de $92.57 \pm 7.17\%$ y un DPC de $4.08 \pm 0.89\text{m}$ (figura 5). Al analizar en busca de una correlación entre la temporada (secas/lluvias) y la cobertura vegetal encontramos una asociación significativa ($\chi^2 = 123.19$, $P < 0.001$) para los sitios donde registramos notas R y Q. Cuando relacionamos solamente ambas variables de cobertura (vertical y horizontal) encontramos una correlación negativa (Spearman $r = -0.496$, $P < 0.001$, Figura 6).

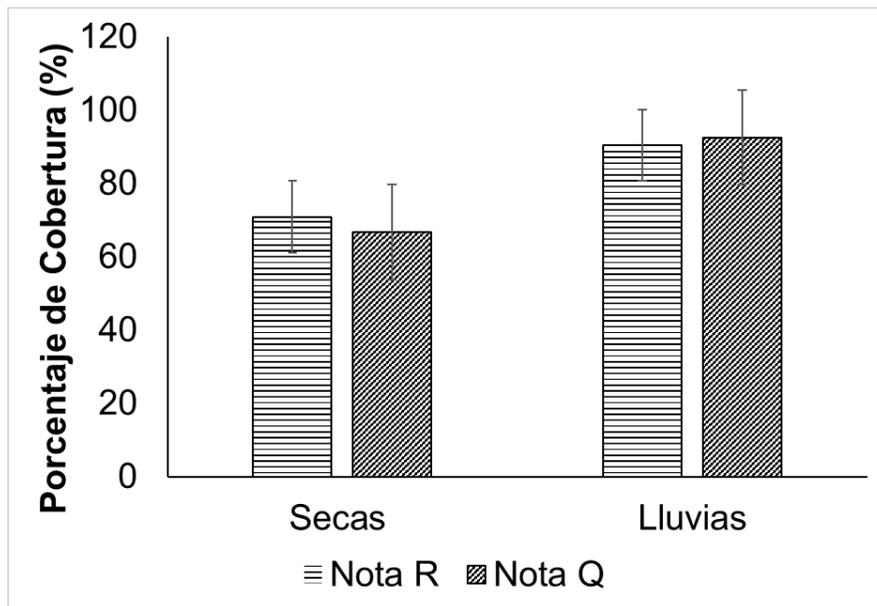


Figura 4: Comparación entre temporadas para el porcentaje de cobertura vertical.

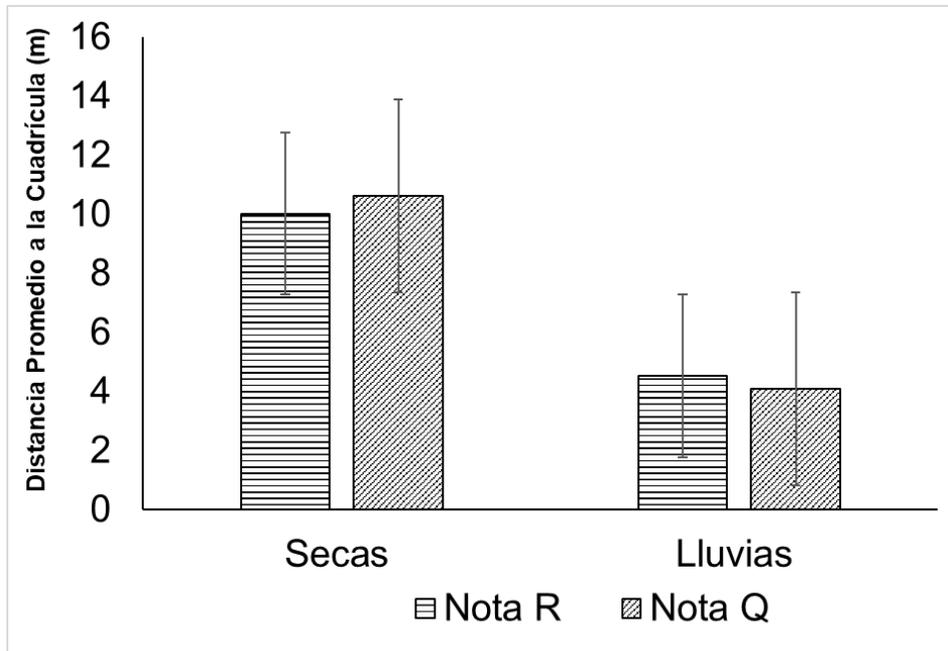


Figura 5: Comparación entre ambas temporadas para la distancia promedio a la cuadrícula (DPC), estimador de la densidad vegetal de manera horizontal.

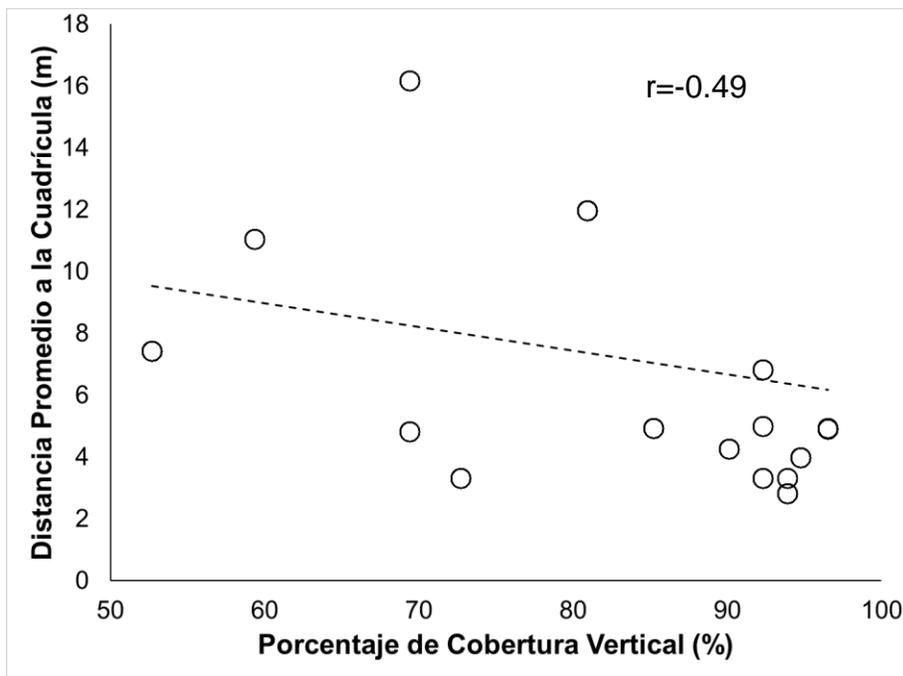


Figura 6: Relación entre el porcentaje de cobertura vertical para cada sitio de grabación y la distancia promedio a la cuadrícula (DPC) o cobertura horizontal, la línea punteada representa una línea de tendencia.

Análisis Nota R

Obtuvimos un total de 339 notas R, de las cuales 177 pertenecen a la temporada de secas y 162 notas para la temporada de lluvias. Cuando comparamos las cinco variables de frecuencia y tiempo entre temporadas (secas/lluvias), encontramos diferencias significativas en las 5 variables (Tabla 1), con mayores valores de frecuencia y menor duración en la temporada de secas (Figura 7 y 8). Para la cobertura vegetal (horizontal y vertical), encontramos diferencias significativas en la mayoría de las cinco variables de frecuencia y tiempo (Tabla 2 y 3), con mayores valores de frecuencia y menor duración de notas cuando existe un menor porcentaje de cobertura vertical o una menor cobertura horizontal (mayor DPC).

Tabla 1: Promedio \pm desviación estándar para las 5 variables de frecuencia y tiempo registradas para la nota R en temporada de secas y lluvias. De acuerdo a la distribución de los datos, se calcularon pruebas de Mann-Whitney (W) o ANOVA (F) entre temporadas ($P < 0.05$).

Variable	Temporada de secas	Temporada de lluvias	Prueba estadística
Frecuencia Máxima 1 (kHz)	2131.67 \pm 162.45	1952.06 \pm 310.83	W= 20629, P<0.001

Frecuencia Máxima			W= 17548,
2 (kHz)	1817.09 ± 199.73	700.14 ± 314.85	P<0.001
Frecuencia Máxima			W= 20507,
3 (kHz)	2046.76 ± 170.60	1863.32 ± 335.49	P<0.001
Tiempo a declive (s)	0.075 ± 0.007	0.083 ± 0.008	F=78.33, P<0.001
Tiempo Total (s)	0.144 ± 0.011	0.155± 0.021	W= 7370, P<0.001

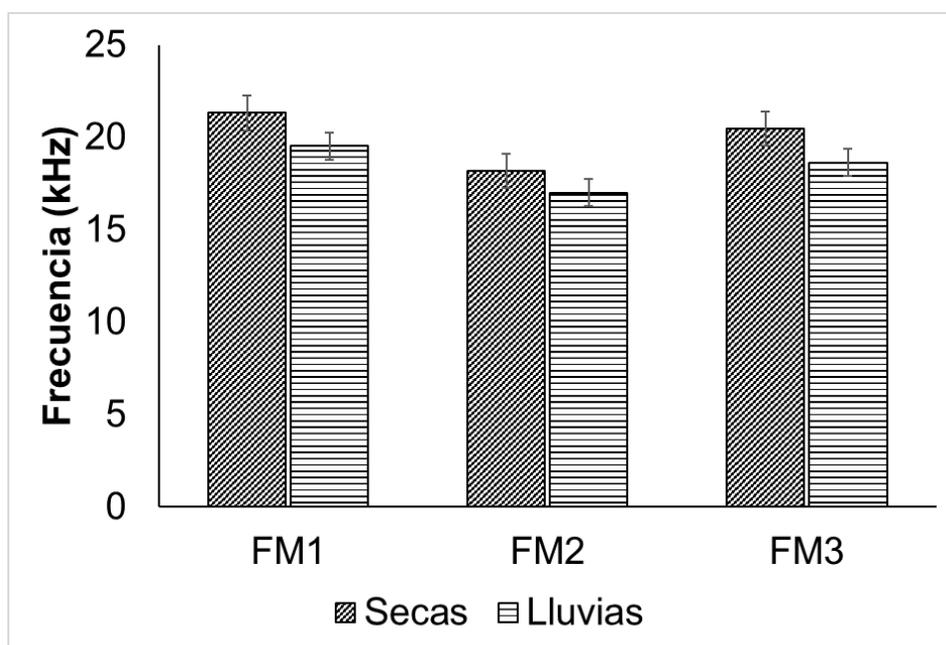


Figura 7: Promedios ± DE de las variables de frecuencia (FM1, FM2 y FM3) de la nota R separadas por temporada (secas y luvias).

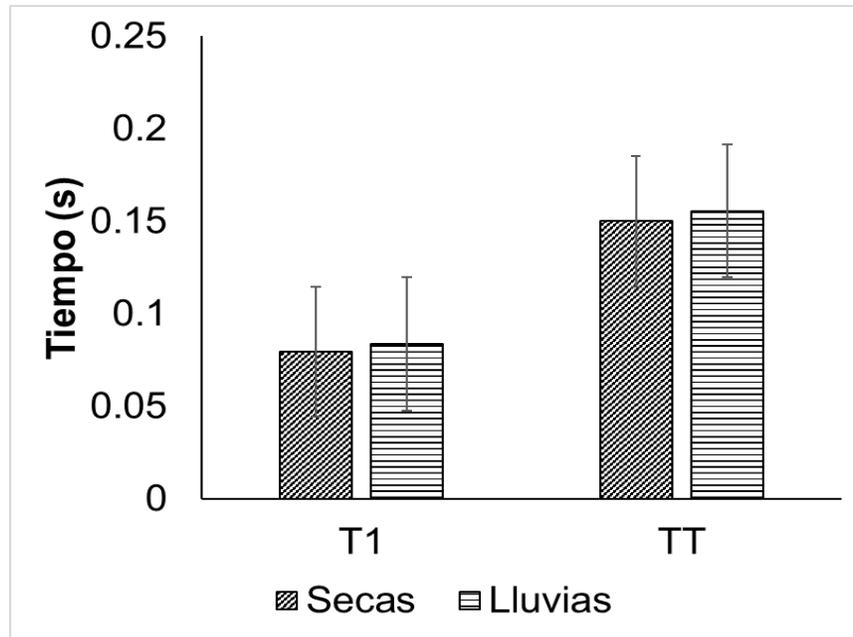


Figura 8: Promedios \pm DE de las variables de tiempo (T1 y TT) de la nota R separadas por temporada

Tabla 2: Promedio \pm desviación estándar para las 5 variables de frecuencia y tiempo registradas para la nota R, separadas por porcentajes de cobertura (% cobertura > mediana = 1, % cobertura < mediana = 0). De acuerdo a la distribución de los datos, se calcularon pruebas de Mann-Whitney (W) o ANOVA (F) entre grupos ($P < 0.05$).

Variable	%Cobertura=0	%Cobertura=1	Prueba estadística
Frecuencia			
Máxima 1 (kHz)	1942.38 \pm 314.87	2127.94 \pm 167.52	W= 7549.5, P<0.001
Frecuencia			
Máxima 2 (kHz)	1695.86 \pm 318.00	1813.07 \pm 205.26	W= 10822, P<0.001

Frecuencia			
Máxima 3 (kHz)	1856.71±339.57	2040.35±179.97	W= 7877.5, P<0.001
Tiempo a declive (s)	0.08± 0.008	0.07± 0.007	F=85.15, P<0.001
Tiempo Total (s)	0.16± 0.02	0.14± 0.01	W=22372, P<0.001

Tabla 3. Promedio ± desviación estándar para las 5 variables de frecuencia y tiempo registradas para la nota R, separadas por la distancia promedio a la cuadrícula (DPC>mediana= 1, DPC<mediana= 0). De acuerdo a la distribución de los datos, se calcularon pruebas de Mann-Whitney (W) o ANOVA (F) entre grupos (P<0.05).

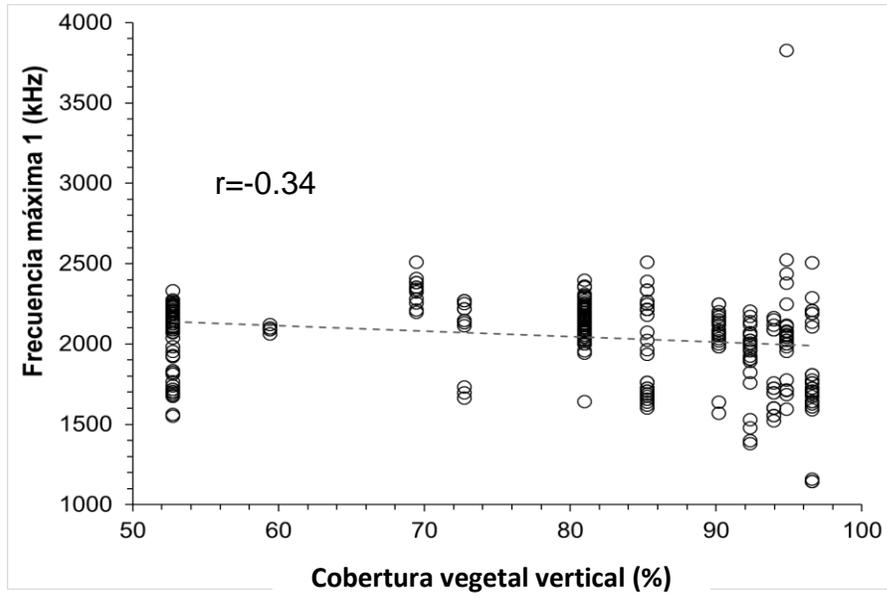
Variable	DPC=0	DPC=1	Prueba estadística
Frecuencia			W= 11406,
Máxima 1 (kHz)	1991.56± 327.47	2088.92±180.96	P= 0.002
Frecuencia			W= 13066,
Máxima 2 (kHz)	1729.40± 338.54	1786.45± 190.03	P= 0.2163
Frecuencia			W= 10968,
Máxima 3 (kHz)	1895.156± 337.67	2009.84± 206.30	P<0.001
Tiempo al declive (s)	0.082± 0.009	0.077 ± 0.008	F=32.87 P<0.001
Tiempo Total (s)	0.155± 0.015	0.145± 0.018	W=18968, P<0.001

Posteriormente, cuando realizamos análisis de correlación entre cada una de las 5 variables y la cobertura vertical, encontramos correlaciones significativas en todas las variables (Tabla 4), con valores negativos de correlación para las variables de frecuencia (Figura 9 A-C) y valores positivos para las variables temporales (Figura 10). Igualmente, al correlacionar cada una de las 5 variables con la DPC, encontramos correlaciones significativas en todas las variables excepto FM2 (Tabla 5), con relaciones positivas para las variables de frecuencia (Figura 11) y negativas para las variables temporales (Figura 12). Finalmente, debido a que la variable FM2 no muestra una relación significativa con la DPC, probamos las 3 alturas distintas que conforman la DPC buscando un efecto significativo, el cual se presentó sólo en el promedio a 1.5m de altura sobre la lámina a cuadros, siendo una asociación significativa (Altura 0.5 m: $r= 0.09$, $P= 0.097$; altura 1 m: $r=0.09$, $p=0.093$; altura 1.5 m: Spearman $r=0.15$, $P=0.0049$, promedio tres alturas: $r= 0.10$, $p= 0.051$).

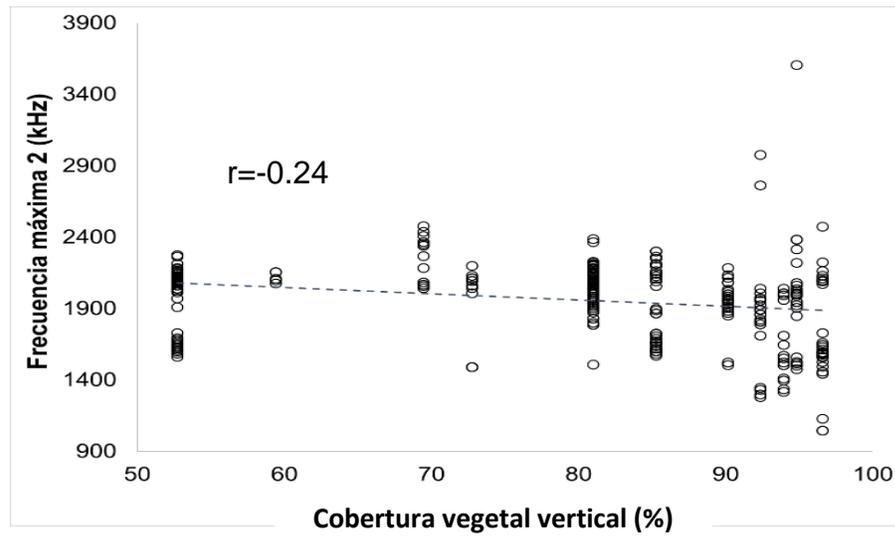
Tabla 4. Resultados del análisis de correlación entre el porcentaje de cobertura vertical y las 5 variables de frecuencia y temporales de la nota R

Variable	Correlación	Coefficiente de correlación	P
FM1	Spearman	$r= -0.34$	$P<0.001$
FM2	Spearman	$r= -0.24$	$P<0.001$
FM3	Spearman	$r= -0.37$	$P<0.001$
T1	Pearson	$r= 0.30$	$P<0.001$
TT	Spearman	$r= 0.29$	$P<0.001$

A)



B)



C)

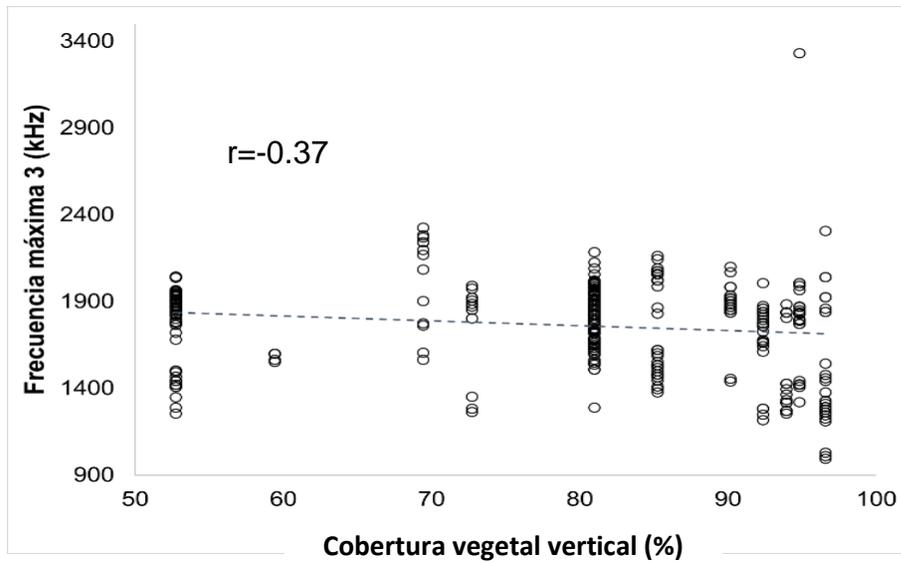


Figura 9. Correlación entre las variables de frecuencia y el porcentaje de cobertura: **A)** Frecuencia máxima 1 (FM1) y la cobertura horizontal, **B)** Frecuencia máxima 2 (FM2) y la cobertura horizontal, y **C)** Frecuencia máxima 3 (FM3) con la cobertura horizontal. La línea punteada representa la tendencia de la asociación (r).

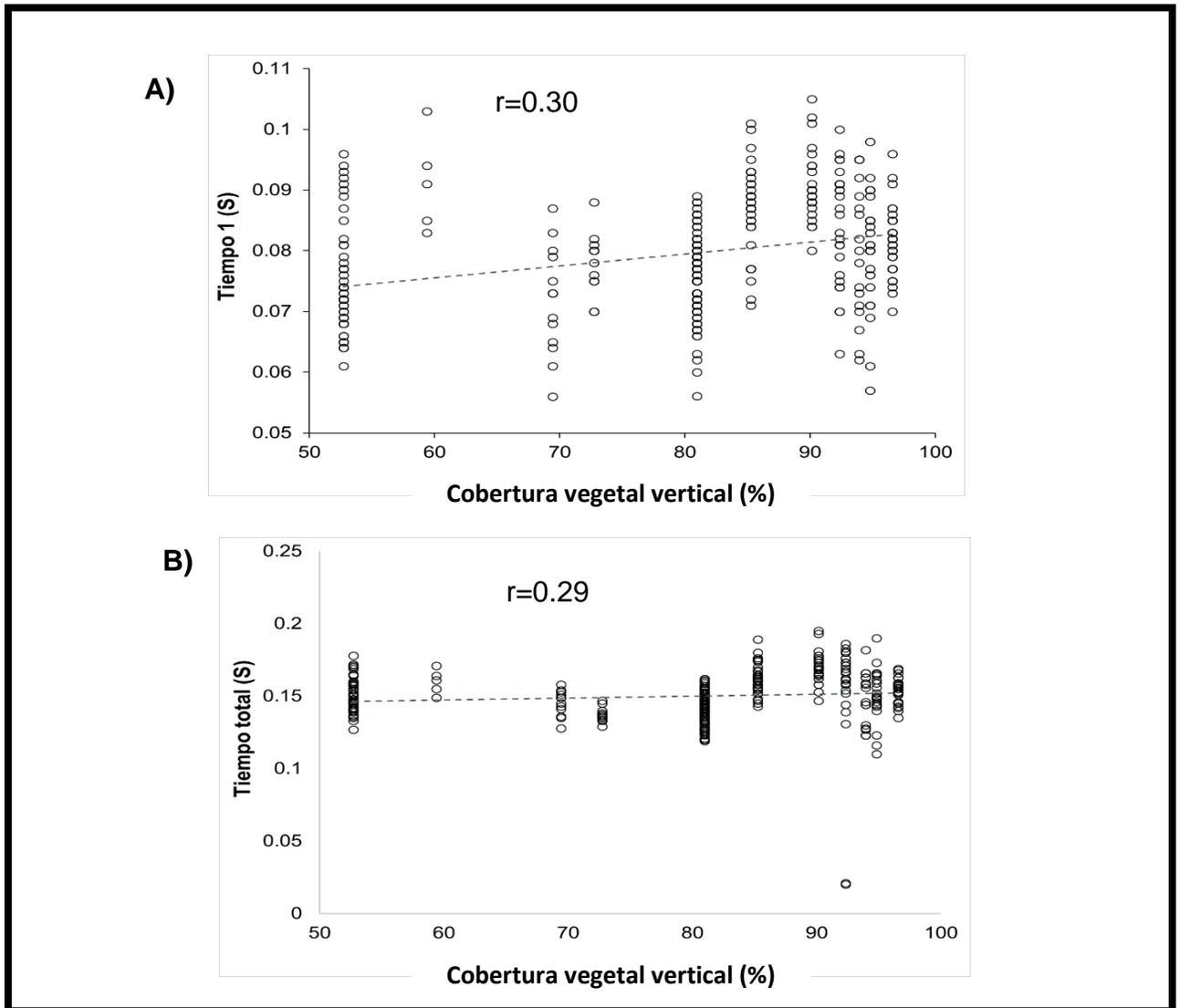
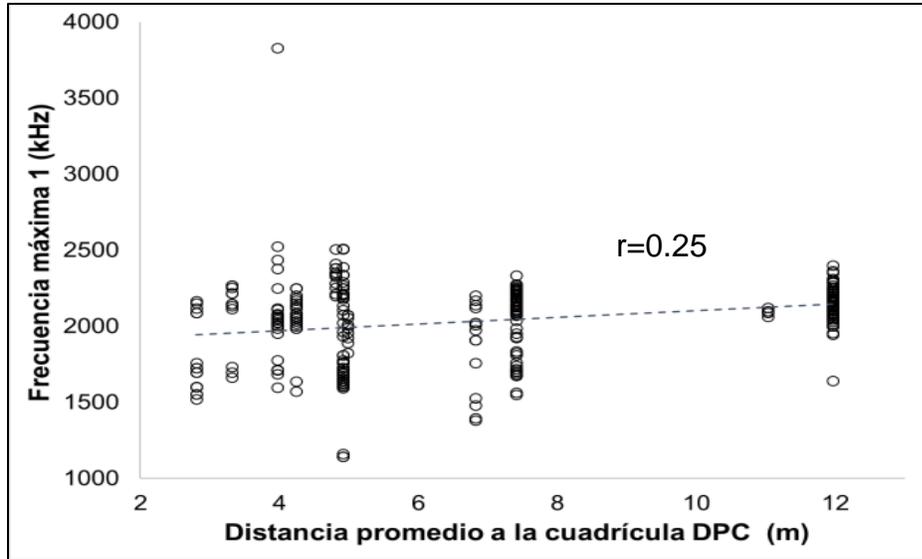


Figura 10. Asociación entre las variables temporales y la cobertura vegetal horizontal: **A)** Variable de Tiempo 1 (T1) y **B)** Tiempo Total (TT). La línea punteada representa la tendencia de la asociación (r)

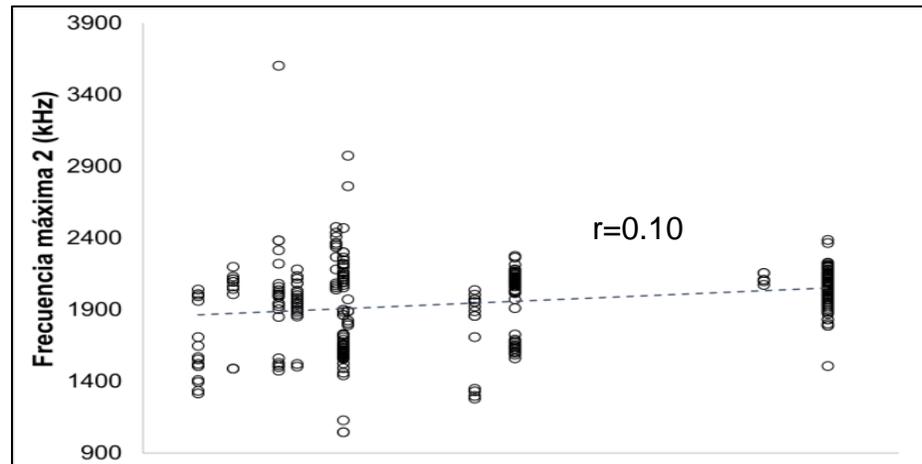
Tabla 5. Resultados del análisis de correlación entre la distancia promedio a la cuadrícula (DPC) y las 5 variables de frecuencia y temporales de la nota R.

Variable	Correlación	Coefficiente de correlación	P
FM1	Spearman	$r = 0.251$	$P < 0.001$
FM2	Spearman	$r = 0.106$	$P = 0.0508$
FM3	Spearman	$r = 0.236$	$P < 0.001$
T1	Pearson	$r = -0.24$	$P < 0.001$
TT	Spearman	$r = -0.331$	$P < 0.001$

A)



B)



C)

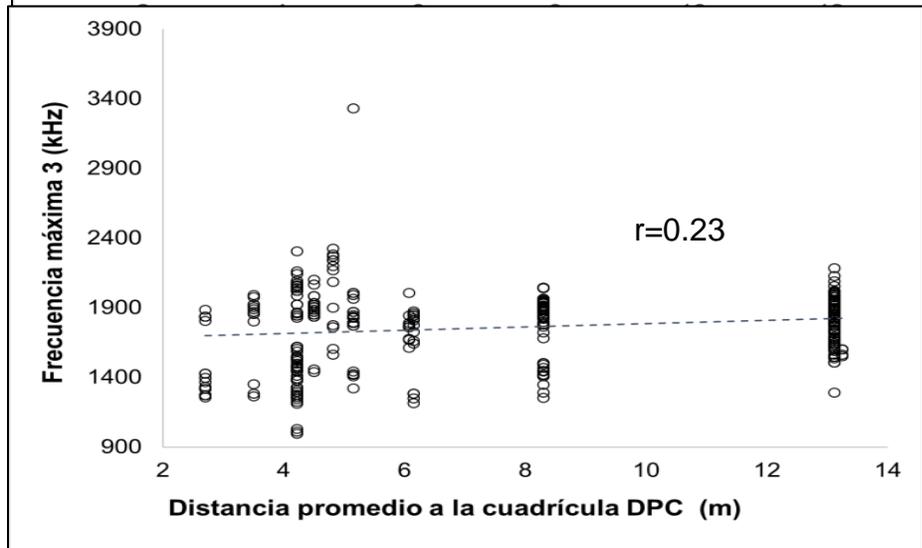


Figura 11. Correlación entre las variables de frecuencia y la distancia promedio a la cuadrícula (DPC): A) frecuencia máxima 1 (FM1), B) Frecuencia máxima 2 (FM2) y la distancia promedio a 1.5 m de altura de la cuadrícula (DPC) y C) Frecuencia máxima 3 (FM3). La línea punteada representa la tendencia de la asociación (r).

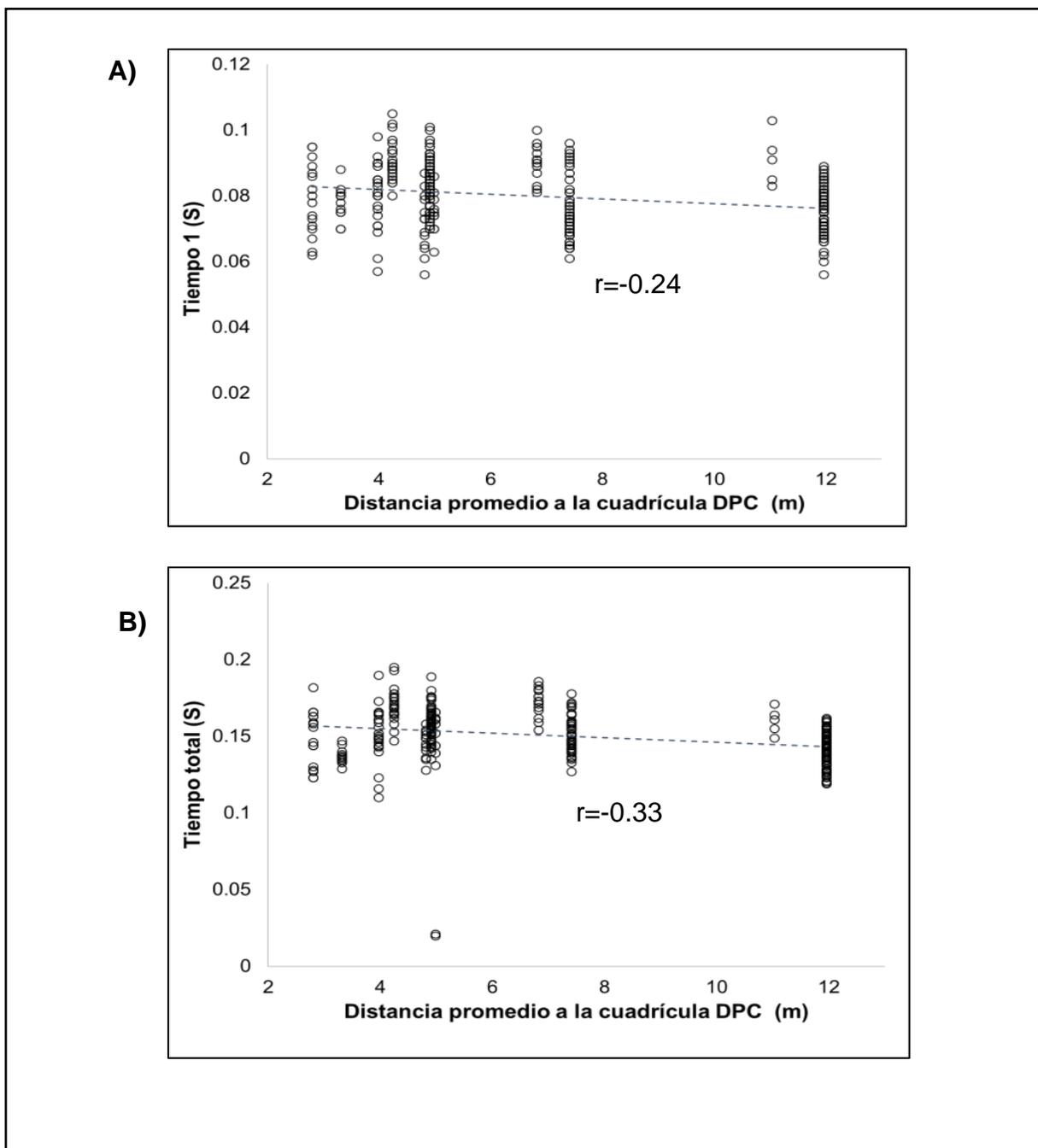


Figura 12. Asociación entre las variables temporales y la distancia promedio a la cuadrícula (DPC): A) Variable de Tiempo 1 (T1) y B) Tiempo Total (TT). La línea punteada representa la tendencia de la asociación (r).

Finalmente, el análisis de componentes principales (PCA) redujo las 5 variables de frecuencia y tiempo en dos componentes principales que explicaron el 86.73% de la variación total de los datos. El Componente Principal 1 estaba compuesto por las variables de frecuencia: FM1 (0.967), FM2 (0.949) y FM3 (0.950), mientras que el componente principal 2 se componía de variables temporales: T1 (0.871) y TT (0.884). Posteriormente al graficar entre temporadas (secas y lluvias), observamos algunas diferencias espaciales con agrupación en relación a la temporada (secas o lluvias) (Figura 13).

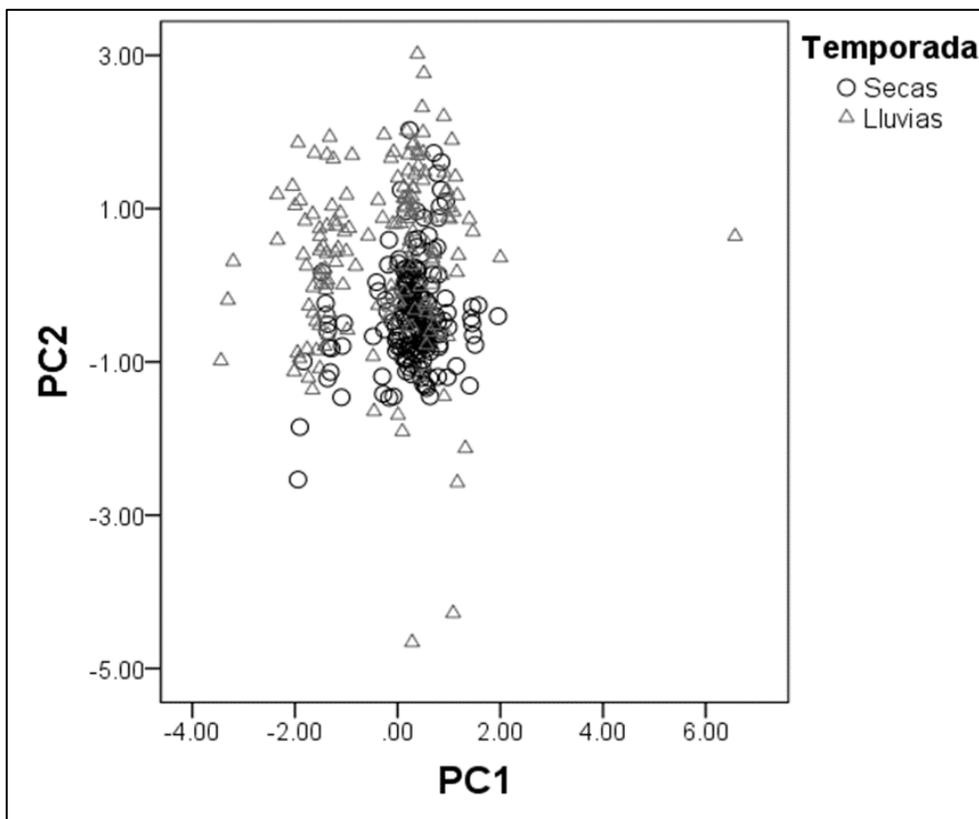


Figura 13. Representación gráfica mostrando las diferencias que existen entre las temporadas de secas y lluvias a partir de los dos componentes principales: PC1 (FM1, FM2 y FM3) y PC2 (T1 y TT).

Análisis nota Q

Registramos un total de 219 notas Q, de las cuales 118 pertenecen a la temporada de secas y 101 notas para la temporada de lluvias. Encontramos diferencias significativas en las cuatro variables de frecuencia y tiempo al comparar entre temporadas de secas y lluvias (Tabla 6), con mayores valores de frecuencia para FMQ1 y FI en la temporada seca. Sin embargo, la Fmin presentó valores más altos en la temporada de lluvias (Figura 14), donde también encontramos notas de mayor duración (Figura 15). Así mismo, obtuvimos diferencias significativas para las 4 variables registradas cuando comparamos entre las categorías de cobertura vertical (Tabla 7), donde la cobertura menor a la mediana (%Cobertura= 0) tuvo mayores valores de frecuencia en FMQ1 y FI, aunque la frecuencia mínima Fmin tuvo valores más bajos. Para la variable temporal, obtuvimos mayor duración de notas (TTQ) cuando la cobertura es mayor (cobertura mayor a la mediana -%Cobertura= 1) Para la DPC encontramos también diferencias significativas en las 4 variables registradas (Tabla 8), donde la DPC mayor a la mediana (DPC=1) obtuvo mayores valores de frecuencia en FMQ1 y FI, mientras que la Fmin fue mayor en la DPC menor a la mediana (DPC=0), donde también tenemos mayor duración de las notas (TTQ).

Tabla 6. Promedio \pm desviación estándar para las 4 variables de frecuencia y tiempo registradas para la nota Q, separadas por temporada de secas y lluvias. De acuerdo a la distribución de los datos, se calcularon pruebas de Mann-Whitney (W) o ANOVA (F) entre temporadas ($P < 0.05$).

Variable	Temporada de secas	Temporada de lluvias	Prueba estadística
Frecuencia			W = 9542.5,
Máxima Q1 (kHz)	2005.64 \pm 211.93	1766.03 \pm 111.21	P < 0.001
Frecuencia Intermedia (kHz)	1200.74 \pm 138.06	1152.23 \pm 94.89	W = 7115, P = 0.013
Frecuencia Mínima (kHz)	483.29 \pm 83.87	584.81 \pm 83.68	F = 79.89 P < 0.001
Tiempo Total Q (s)	0.058 \pm 0.007	0.060 \pm 0.007	F = 6.387 P = 0.012

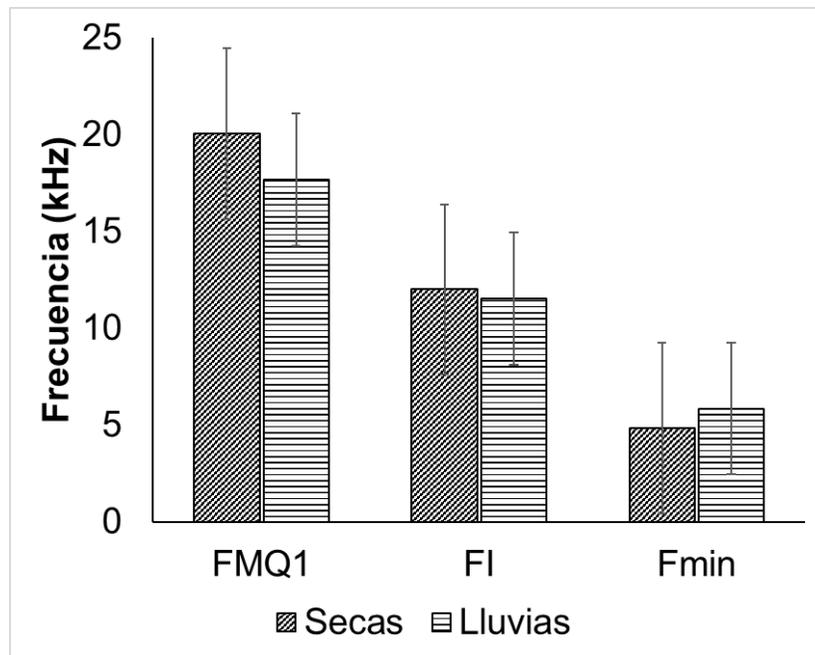


Figura 14. Promedios \pm DE para las variables de frecuencia (FMQ1, FI y Fmin) de la nota Q separadas por temporadas.

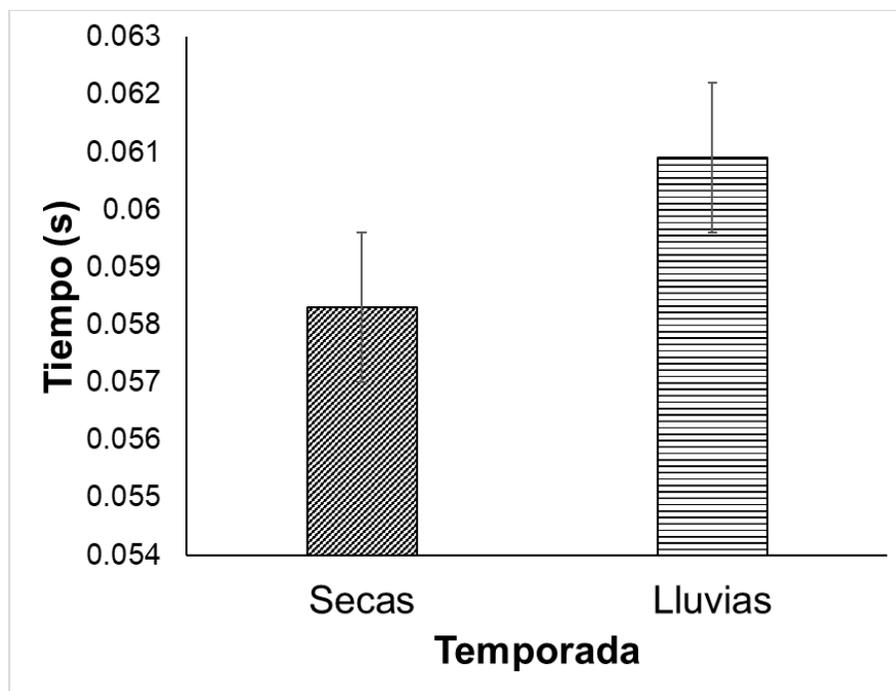


Figura 15. Promedio \pm DE de la variable temporal TTQ para la nota Q separada por temporadas.

Tabla 7. Promedio \pm desviación estándar para las 4 variables de frecuencia y tiempo registradas para la nota Q, separadas por porcentaje de cobertura vertical. De acuerdo a la distribución de los datos, se calcularon pruebas de Mann-Whitney (W) o ANOVA (F) entre grupos ($P < 0.05$).

Variable	%Cobertura=0	%Cobertura=1	Prueba estadística
Frecuencia			
Máxima Q1 (kHz)	1991.69 \pm 217.17	1756.74 \pm 85.63	W = 2511.5, P<0.001
Frecuencia Intermedia (kHz)	1208.60 \pm 147.54	1135.04 \pm 45.66	W = 4472.5, P<0.001
Frecuencia Mínima (kHz)	495.85 \pm 92.80	579.21 \pm 83.02	F= 46.59, P<0.001
Tiempo Total Q (s)	0.057 \pm 0.007	0.061 \pm 0.007	F=16.23, P<0.001

Tabla 8. Promedio \pm desviación estándar para las 4 variables de frecuencia y temporales registradas para la nota Q, separadas por la distancia promedio a la cuadrícula (DPC). De acuerdo a la distribución de los datos, se calcularon pruebas de Mann-Whitney (W) o ANOVA (F) entre grupos ($P < 0.05$).

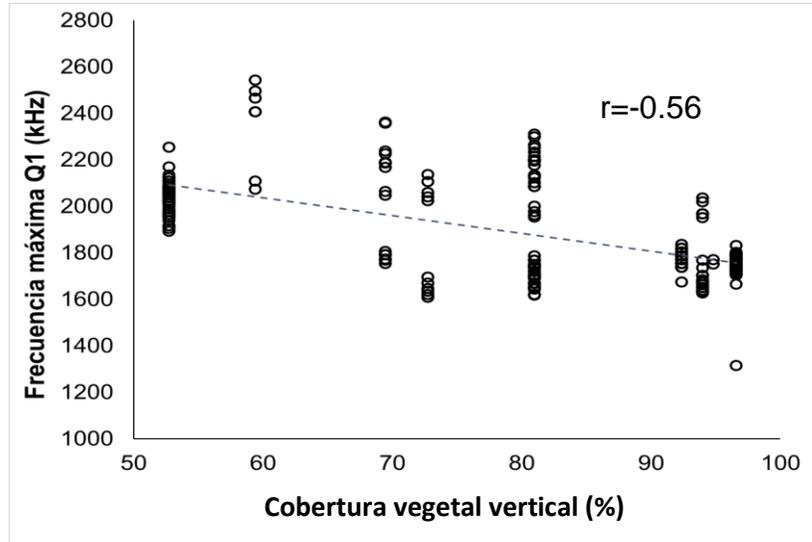
Variable	DPC=0	DPC=1	Prueba estadística
Frecuencia			
Máxima Q1 (kHz)	1785.88 \pm 147.91	1950.35 \pm 359.51	W=2375.5 P<0.001
Frecuencia Intermedia (kHz)	1153.92 \pm 96.44	1173.28 \pm 222.67	W=4803 P<0.05
Frecuencia Mínima (kHz)	578.04 \pm 87.83	474.90 \pm 104.01	F= 79.89 P<0.001
Tiempo Total Q (s)	0.060 \pm 0.007	0.057 \pm 0.010	F= 6.387 P<0.05

Posteriormente, encontramos correlaciones significativas para las 3 variables de frecuencia registradas y las variables de cobertura vegetal vertical, con valores negativos de correlación para FMQ1 y FI y positivos en Fmin. (Tabla 9, Figura 16). Además, también encontramos correlaciones significativas entre las variables de frecuencia y tiempo y la distancia promedio a la cuadrícula (DPC) con valores positivos en el coeficiente de correlación para las variables de frecuencia FM1Q y FI, así como valores negativos en el coeficiente de correlación para las variables frecuencia mínima (Fmin) y tiempo total (TTQ) (Tabla 10, Figura 17).

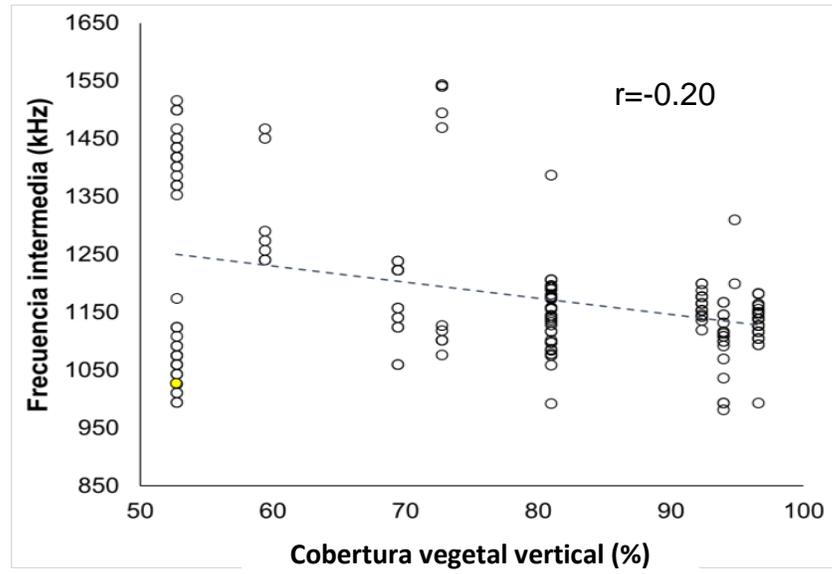
Tabla 9. Resultados del análisis de correlación entre el porcentaje de cobertura vertical y las 4 variables de frecuencia y tiempo de la nota Q. Nótese una relación no significativa con la variable TTQ

Variable	Correlación	Coefficiente de correlación	P
FMQ1	Spearman	r= -0.569	P <0.001
FI	Spearman	r= -0.205	P=0.022
Fmin	Pearson	r= 0.379	P<0.001
TTQ	Pearson	r= -0.031	P = 0.6422

A)



B)



C)

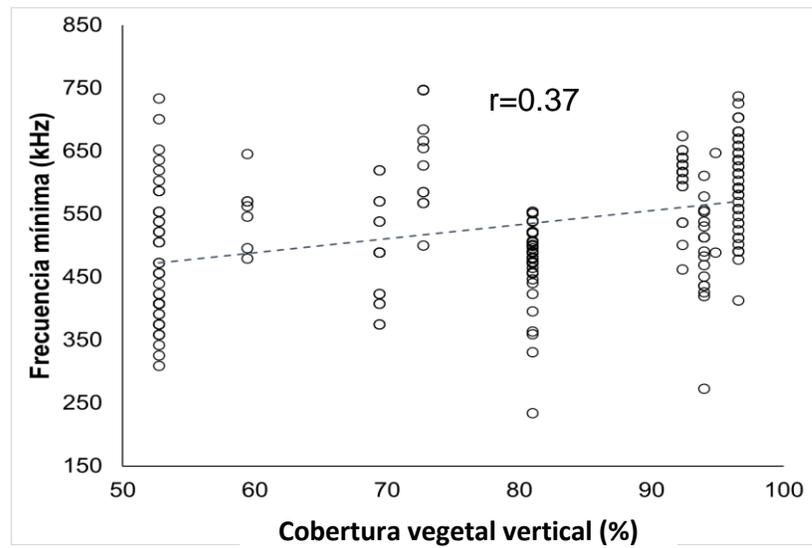


Figura 16. Correlación significativa entre las variables de la nota Q y el porcentaje de cobertura vertical: A) frecuencia máxima 1(FMQ1); B) Frecuencia Intermedia (FI) y C) Frecuencia Mínima (Fmin). La línea punteada representa la tendencia de la asociación (r).

Tabla 10. Resultados del análisis de correlación entre la distancia promedio a la cuadrícula (DPC) y las 4 variables de frecuencia y tiempo de la nota Q.

Variable	Correlación	Coefficiente de correlación	P
FMQ1	Spearman	r= 0.38	P < 0.001
FI	Spearman	r= 0.15	P = 0.026
Fmin	Pearson	r= -0.38	P < 0.001
TTQ	Pearson	r= -0.28	P < 0.001

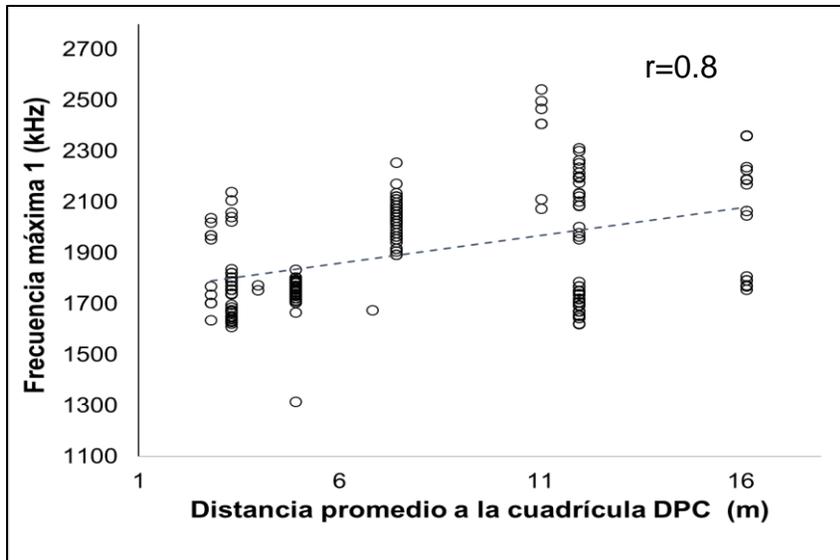
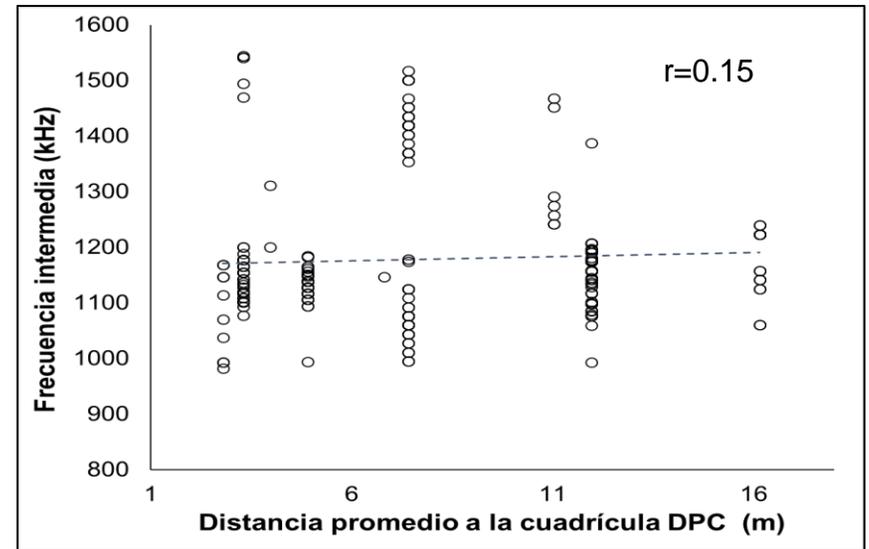
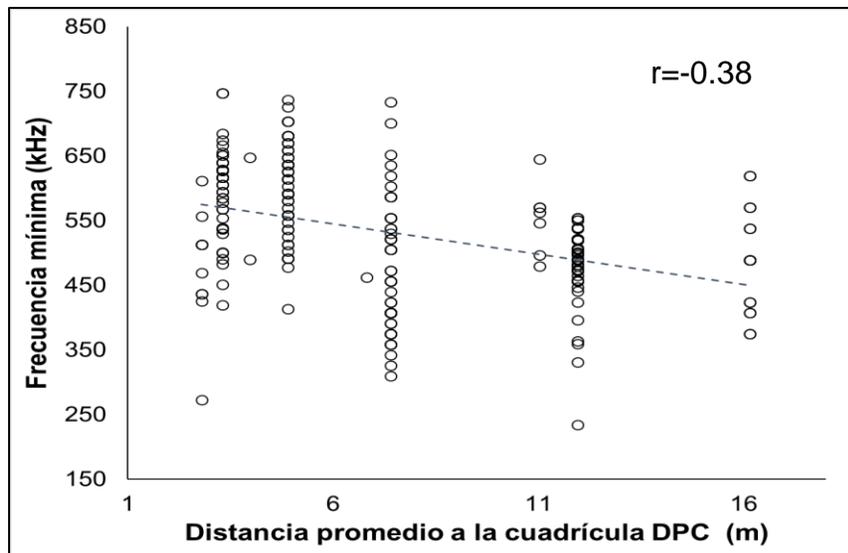
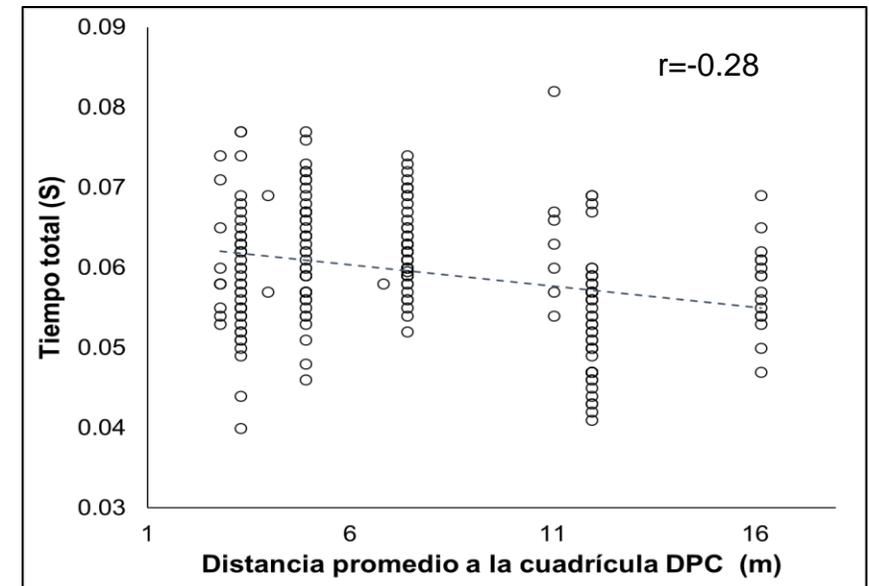
A)**B)****C)****D)**

Figura 17. Asociación entre las variables registradas sobre la nota Q y la distancia promedio a la cuadrícula: A) Frecuencia máxima 1(FMQ1); B) Frecuencia Intermedia (FI); C) Frecuencia Mínima (Fmin) y D) Tiempo total (TTQ). La línea punteada representa la tendencia de la asociación (r).

Por último, el análisis de componentes principales (PCA) para reducir las 4 variables de frecuencia y tiempo nos arrojó dos componentes principales que explicaron el 64.52% de la variación total de los datos. El Componente Principal 1 estaba compuesto de la variable FM2 (0.891), mientras que el Componente Principal 2 queda compuesto por las variables: FM1 (0.862), Fmin (0.653) y TTQ (0.198). Al graficar ambos Componentes Principales, podemos observar cierta separación espacial entre las distintas temporadas (Secas y Lluvias) (Figura 18).

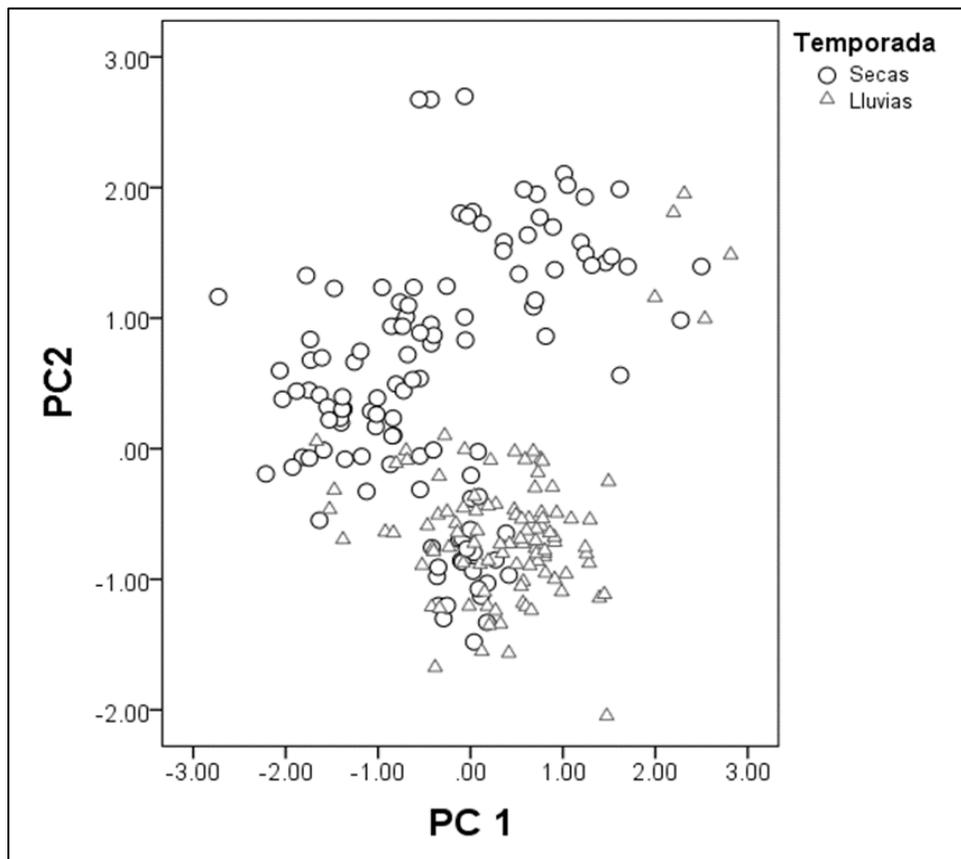


Figura 18. Representación gráfica mostrando las diferencias espaciales entre temporadas de secas y lluvias a partir de los componentes principales PC1 (FI) y PC2 (FMQ1, Fmin y TTQ).

DISCUSIÓN

Para una comunicación vocal efectiva, las aves se enfrentan a condiciones del hábitat que les obligan a adaptarse al entorno, el cual no es homogéneo y puede tener constantes cambios temporales tanto en condiciones ambientales como estructurales (Morton 1975, Wiley 1991, Catchpole y Slater 2008, Brumm y Naguib 2009). En el bosque seco, este cambio en la estructura del hábitat se acentúa durante cada temporada, debido principalmente a la pérdida de cobertura vegetal por el periodo de sequía prolongado y al consecuente aumento de la cobertura vegetal provocado por las lluvias (Bullock 1986, Rzedowski 1994, Noruega *et al.* 2002). En la Chara de San Blas, reportamos por primera vez una adaptación vocal relacionada al cambio en la estructura vegetal de manera natural del bosque seco, con modificaciones en dos de las vocalizaciones más emitidas de su repertorio. Para la nota R, aquellas que fueron emitidas durante la temporada seca (con menor cobertura vegetal) presentaron frecuencias mayores y menor duración en contraste con la temporada de lluvias (con mayor cobertura vegetal) donde reportamos menores frecuencias y mayor duración. Además, cuando relacionamos todas las variables de frecuencia y tiempo de la nota R con la cobertura vegetal, registramos correlaciones negativas en las variables de frecuencia y positivas para las variables temporales, indicando que conforme aumenta la cobertura vegetal disminuye la frecuencia y aumenta la duración de las notas. Por su parte las notas Q, en general,

también fueron emitidas con mayores valores de frecuencia y menor duración en la temporada de secas, así como, menores valores de frecuencia y mayor tiempo en la temporada de lluvias, sin embargo, la variable de frecuencia mínima registrada obtuvo mayores valores durante la temporada de lluvias (Lluvias: $F_{min}= 584.81$ Hz; Secas: $F_{min}= 483.29$ Hz). Al correlacionar la cobertura vegetal y la frecuencia, obtuvimos relaciones positivas para dos variables (FMQ1 y FI) y negativas para otra (F_{min}), indicando que las variables de frecuencia se comportan diferente en la nota Q. Al correlacionar la duración de la nota con la cobertura vegetal obtuvimos una correlación significativa únicamente con la cobertura horizontal (DPC) indicando mayor duración en los sitios con mayor densidad vegetal.

Estudios anteriores en aves reportan que los efectos de la vegetación sobre las variables de frecuencia se observan principalmente en la frecuencia pico y en la frecuencia mínima a diferencia de otros parámetros espectrales (ejemplos: Pergolero Satinado *Ptilonorhynchus violaceus* Nicholls y Goldizen 2006, 'i'iwi *Drepanis coccinea* y el Amakihi de Hawái *Chlorodrepanis virens* en Sebastian-Gonzales *et al.* 2018, Boncarglio y Saino 2007), con cambios relacionados a la Hipótesis de Adaptación Acústica (HAA), la cual indica que las especies que habitan sitios con vegetación densa emiten frecuencias menores a diferencia de aquellas que habitan sitios despejados (Boncoraglio y Saino 2007, González *et al.* 2018). En la Chara de San Blas, encontramos que las dos notas estudiadas presentaron diferencias significativas en las variables de frecuencia con relación a la cobertura vegetal, mostrando una disminución de la frecuencia durante la época con mayor cobertura vegetal (temporada de lluvias). En nuestro estudio a pesar de no registrar

la frecuencia pico, encontramos los mismos efectos de la vegetación sobre casi todas las variables de frecuencia registrada, debido a que las medidas se relacionan con la frecuencia en la que ocurre la potencia máxima (Charif *et al.* 2010). Esta disminución de la frecuencia en hábitats con cobertura densa (hábitat cerrado) puede ser un resultado evolutivo para tres presiones de selección convergentes: La primera es que las frecuencias altas se ven más atenuadas por la vegetación en contraste con frecuencias bajas (Aylor 1972, Marten y Marler 1977, Marten, *et al.* 1977); segunda en sitios cerrados la energía debe concentrarse en menores bandas de frecuencia para conservar su rango de propagación; y tercera, la reverberación de sitios cerrados es más intensa que en sitios abiertos, por lo que las señales moduladas a altas frecuencias pueden sufrir una selección en contra debido a la atenuación producida por el rebote que ocurre particularmente a mayores frecuencias (Boncoraglio y Saino 2007). Esta modificación en la frecuencia se ha observado principalmente en estudios con aves, por ejemplo Cosens y Falls (1984) reportaron para el Tordo Cabeza Amarilla (*Xanthocephalus xanthocephalus*), que las vocalizaciones emitidas a bajas frecuencias se propagan mejor en ambientes pantanosos con alta densidad vegetal, o también Nicholls y Goldizen (2006) reportan para el Pergolero Satinado (*Ptilonorhynchus violaceus*) que la variación vocal está altamente relacionada con la estructura del hábitat en dirección con las predicciones de la HAA. En Córvidos, solamente se había registrado variación en la frecuencia fundamental de algunos elementos vocales con relación a las características ambientales (Laiolo y Rolando 2003), por lo que en este estudio es la primera vez que se reportan modificaciones acústicas en la frecuencia de las vocalizaciones con respecto a los cambios estacionales en la vegetación, siendo

una posible estrategia para optimizar la comunicación vocal de la Chara de San Blas.

La duración de las vocalizaciones puede ser muy importante para la codificación de información en las señales acústicas (Morton 1975), sin embargo, existen pocos estudios que analizan su relación con la estructura del hábitat (Blumstein y Turner 2005). La mayoría de los estudios no encuentran resultados significativos cuando se relacionan las variables temporales y la estructura del hábitat desde un enfoque de la HAA (Blumstein y Turner 2005, Boncarglio y Saino 2007). Dentro de los pocos estudios que reportan diferencias en la duración de las notas en relación con la estructura del hábitat, Nicholls y Goldizen (2003) reportan modificaciones en algunas características temporales en las vocalizaciones emitidas por la Pergola Satinada (*Ptilonorhynchus violaceus*), en distintos tipos de hábitat; Badyaev y Leaf (1997) reportaron que las características temporales de las vocalizaciones emitidas por Chipies *Hippolais* y *Phylloscopus* estuvieron altamente relacionadas con la estructura del hábitat y en Corvidos se ha encontrado una ligera influencia de las características ambientales relacionada con la duración de algunos elementos vocales (Laiolo y Rolando 2003). Similar a estos estudios, la Chara de San Blas presentó modificaciones en la duración de sus vocalizaciones conforme al cambio en las temporadas (y cobertura), con tendencia al aumento en la duración asociada a los sitios con mayor densidad en la vegetación. Esto podría explicarse debido a que las vocalizaciones con menor duración son más susceptibles a la pérdida de información por interferencia y degradación (Sebastian-Gonzales *et al.* 2018), por lo que es importante maximizar la transmisión de la información

aumentando la duración (Fischer y Ey 2009, Boncoraglio y Saino 2007). Además, el aumento en la duración de los componentes vocales puede influir considerablemente en la detectabilidad de la señal, principalmente en sonidos breves, debido al fenómeno conocido como suma temporal (Temporal summation en inglés - Watson y Gengel 1969, Dooling 1979, Brown y Maloney 1986), en donde se plantea que los niveles de detección pueden variar considerablemente en sonidos más largos, siendo en algunos casos más fáciles de escuchar por las aves, como se ha medido en el Estornino Europeo (*Sturnus vulgaris*), el Periquito Australiano (*Melopsittacus undulatus*) y el Pinzón Cebra (*Taeniopygia guttata*) (Dooling y Searcy 1985, Klump y Maier 1990, Okanoya y Dooling 1990). Para la Chara de San Blas, los dos tipos de nota analizados son de corta duración en general, usadas ampliamente bajo diferentes contextos conductuales y durante ambas épocas en el año, por lo que la modificación temporal podría resultar importante para una correcta adaptación al medio, mejorando así la efectividad de la señal.

La modificación de la frecuencia y la duración de las vocalizaciones relacionadas al cambio estacional y a la densidad vegetal no han sido reportadas anteriormente para ninguna especie. En aves, se han investigado principalmente cambios en la frecuencia y duración de las vocalizaciones relacionados con las predicciones de la HAA, (Morton 1975; Hansen 1979; Wiley 1991). Sin embargo, la mayoría de los estudios referentes a la HAA son comparaciones entre especies que habitan distintos tipos de hábitat (Wiley 1991, Badyaev y Leaf 1997, Saunders y Slotow 2004, Boncarglio y Saino 2007). La Chara de San Blas presenta

modificaciones tanto de frecuencia como temporales en las vocalizaciones más emitidas en relación a la estructura del hábitat en un periodo de tiempo de un año, con adaptaciones similares a lo reportado para la HAA, sin embargo, no podemos considerarlo dentro de la HAA debido a que en nuestro estudio los cambios ocurren dentro de una misma población y el periodo de tiempo es mucho más corto. Otra posibilidad es que la modificación vocal esté relacionada a la plasticidad vocal, la cual nos indica que cuando los individuos se comunican en ambientes donde las condiciones que afectan la detección de la señal son fluctuantes en periodos cortos de tiempo, son capaces de adaptar sus señales dinámicas para mejorar la comunicación (Schuster *et al.* 2012). Sin embargo, la plasticidad vocal se ha reportado principalmente para aves en ambientes antropizados y en periodos de tiempo muy cortos (minutos, horas), por lo que lo encontrado en la Chara de San Blas tampoco se podría considerar estrictamente dentro de este concepto. Por lo tanto, sugerimos que la adaptación acústica de la Chara de San Blas reportada aquí debe considerarse como plasticidad contextual (Stamps y Groothuis 2010), que se refiere a la variación individual en el comportamiento (comunicación) como función de la variación en un estímulo externo durante la comunicación (Ord *et al.* 2010), y esta plasticidad contextual sería similar a la HAA con la diferencia de que ocurriría en un periodo demasiado corto, y también sería similar a la plasticidad vocal, pero ocurriría en un periodo de tiempo más largo.

Además de la cobertura vegetal que registramos en este estudio, existen otros factores que podrían afectar la transmisión de señales acústicas de la Chara de San Blas. La atenuación del sonido en la naturaleza está relacionada

principalmente con la absorción atmosférica (Bass 1991), corrientes de aire y fluctuaciones en la temperatura (Michelsen 1983, Bradbury y Vehrencamp 1998), afectando principalmente la amplitud y la frecuencia de los sonidos (Aylor 1972). Siendo que, la atenuación por absorción incrementa conforme aumenta la temperatura (Wiley y Richards 1982) y disminuye conforme aumenta la humedad (Evans y Bazley 1956, Michelsen 1983), pero por debajo de 2kHz no existe una relación significativa entre la humedad ambiental y la absorción del sonido (Bohn 1987). En este estudio encontramos que, durante la época de lluvias con mayor cobertura vegetal, siendo la época más húmeda del año (mayor al 65% durante todo el año, asociada al mar - Camou 2001), las frecuencias fundamentales quedan por debajo de los 2 kHz, por lo tanto, no deberían verse afectadas por la humedad ambiental. Para probar diferentes parámetros ambientales que podrían modificar las vocalizaciones de la Chara de San Blas tendríamos que incluir mediciones ambientales (como humedad ambiental) en cada sitio de grabación y comparar medidas estructurales de las vocalizaciones con la variación de estas condiciones.

Otra potencial variable que podría afectar las vocalizaciones de la Chara de San Blas, sería el ruido ambiental (Brumm 2004, Brumm y Slabbekoorn 2005), el cuál describe a cualquier sonido que proviene de un factor externo en el ambiente, ya sea de origen biótico (dependen de la composición de especies para cada sitio - Slabbekoorn 2004) o abiótico (como viento a través de la vegetación y los bordes del sustrato, el sonido de la lluvia o flujo de agua -Brumm y Slabbekoorn 2005) y que interfiere durante la transmisión de las señales acústicas (Brumm y Slabbekoorn 2005). Se ha estudiado en diversos ecosistemas incluyendo bosque tropical y

templado (Lang *et al.* 2005, Morton 1975, Ryan y Brenowitz 1985, Slabbekoorn 2004, Slabbekoorn y Smith 2002), en donde el nivel de interferencia en las señales depende del rango de frecuencias en donde el ruido y la señal se sobreponen (Dooling 1982, Hulse 2002, Klump 1996). Un posible efecto del ruido ambiental podría verse en las modificaciones vocales registradas en la nota Q de la Chara de San Blas la cual, a diferencia de lo esperado por nuestra hipótesis, presentó un ajuste en la frecuencia mínima con una tendencia al incremento en los sitios con vegetación densa (Figura 19). Este comportamiento en los componentes espectrales se ha categorizado como una reducción del rango de frecuencias (Slabbekoorn y Peet 2003, Fernández-Juricic *et al.* 2005, Wood y Yezerinac 2006), la cual se ha asociado principalmente a interferencia por ruido ambiental a bajas frecuencias (Slabbekoorn y Peet 2003). En caso de ser un ajuste al ruido ambiental, esperaríamos que las notas Q de la Chara de San Blas modificarán la frecuencia superior a la mínima, debido a que evitan el enmascaramiento por ruido ambiental, por lo que tendríamos que incorporar algunas medidas espectrales complementarias, así como mediciones para conocer las características del ruido ambiental en las diferentes épocas del año y buscar alguna relación entre los componentes estructurales de las vocalizaciones y los niveles de intensidad en el ruido ambiental en cada sitio de grabación.

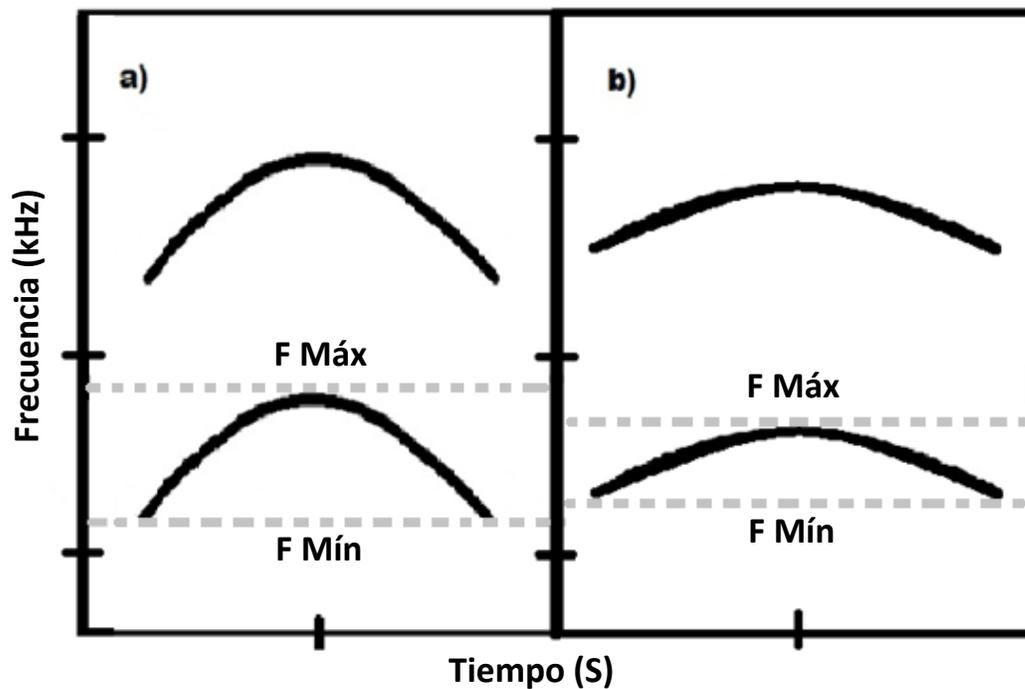


Figura 19: Diagrama representativo de la nota Q, comparando la estructura de la nota en ambas temporadas. Nótese la disminución en la frecuencia máxima y el aumento en la frecuencia mínima durante la temporada de lluvias. **a)** Secas y **b)** Lluvias.

Finalmente, hay otros factores que podrían afectar el diseño de las señales acústicas emitidas por la Chara de San Blas, como el aprovechamiento de las señales por otros receptores como depredadores, parásitos o competidores (Verrel 1991, Bradbury y Vehrencamp 1998, McGregor y Peake 2000), siendo que las especies o individuos que utilizan señales más conspicuas son más susceptibles al parasitismo de puesta que aquellas aves con señales menos conspicuas (por ejemplo Banks y Martin 2001, Soler *et al.* 1990, 1999). Sin embargo, no hay registros de parasitismo de puesta en la Chara de San Blas, pero sí en parientes del género

Cyanocorax como la Chara Verde (*Cyanocorax yncas*) parasitada por el Tordo Gigante (*Molothrus oryziborus*) (Ramoni-Perazzi *et al.* 2009), el Tordo de Ojos Rojos (*Molothrus aeneus*) (Carter 1986), y por el Tordo Sudamericano (*Molothrus bonariensis*) (Sainz-Borgo 2015), quien también es parásito de otros córvidos como la Chara Turquesa (*Cyanolyca turcosa*) (Welford *et al.* 2007) y la Chara Floridana (*Aphelocoma coerulescens*) (Fleischer y Woolfenden 2004). El impacto evolutivo del parasitismo de puesta como una presión de selección natural relacionada con el moldeaje de la comunicación vocal no ha sido ampliamente estudiado (Garamszegi y Avilés 2005), por lo que sería preciso investigar más a detalle las interacciones de la Chara de San Blas con posibles aves parásitas, en especial con especies simpátricas del género *Molothrus* como el Tordo de Ojos Rojos (*Molothrus aeneus*), siendo una de las ocho especies registradas como parásitas obligadas del neotrópico (Fiorini *et al.* 2019).

CONCLUSIÓN

La Chara de San Blas (*Cyanocorax sanblasianus*) es capaz de modificar sus vocalizaciones en respuesta a los cambios en la estructura del hábitat de la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala, con una disminución significativa de las frecuencias y un aumento de la duración en la época de lluvias, cuando la densidad de la vegetación es mayor. Estos resultados son novedosos porque muestran modificaciones en la estructura de las vocalizaciones asociadas con la estructura de la vegetación y sus cambios entre temporadas que ocurren dentro de un mismo año, algo nunca antes reportado. Esta capacidad se consideraría dentro de la plasticidad contextual, con un punto intermedio entre la plasticidad vocal, que ocurre

ante cambios que fluctúan en periodos cortos de tiempo (minutos, horas) (Ord *et al.*2010) y la Hipótesis de Adaptación Acústica (Morton 1975) que ocurre en contextos evolutivos de amplio rango temporal. Además, estos cambios en las vocalizaciones podrían estar asociados también con otras variables no registradas en el presente estudio, por lo que serían motivo de investigaciones posteriores.

Finalmente, este estudio contribuye al conocimiento sobre la dinámica de la comunicación vocal y nos ayuda a comprender mejor la capacidad de ajuste de la Chara de San Blas ante los cambios en su hábitat. Debido a que la Chara de San Blas es capaz de modificar sus vocalizaciones ante los cambios naturales en el ambiente, podríamos suponer que posee alguna ventaja para adaptarse a la modificación del hábitat por cambios de origen antropogénico. Esto sería beneficioso para la especie debido a que las especies que poseen una reducida habilidad para adaptarse rápidamente (en escala evolutiva) o tienen poca plasticidad en sus sistemas de comunicación pueden verse significativamente comprometidas ante las modificaciones antropogénicas afectando así la reproducción y sobrevivencia (Rabin y Greene 2002). De esta manera, el estudio de los mecanismos sobre cómo las señales acústicas se modifican con relación a los cambios en el ambiente adquiere importantes contribuciones para la conservación de las especies, en especial para especies endémicas como la Chara de San Blas, cuya distribución limitada está cada vez más amenazada por presiones antropogénicas.

REFERENCIAS

- Anjos, L. y J. M. E. Vielliard (1993). Repertoire of the acoustic communication of the Azure Jay *Cyanocorax caeruleus* (Vieillot) (Aves, Corvidae). *Revista Brasileira de Zoología.*, vol.10, n.4, pp.657-664.
- Avilés, R., y M. Perera (2017). *Manual de acústica ambiental y arquitectónica*. Ediciones Paraninfo, SA.
- Azar, J., B. D. Bell y M. Borowiec (2013). Temporal change of the song of a local population of the Grey Warbler (*Gerygone igata*): Has its song changed over time?. *The Emu: official organ of the Australasian Ornithologists' Union*. 114.
- Aylor, D. (1972). Sound transmission through vegetation in relation to leaf area density, leaf width, and breadth of canopy. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 51(1B), 411-414.
- Badyaev, A.V. y E. S. Leaf (1997) Habitat associations of song characteristics in *Phylloscopus* and *Hippolais* warblers. *Auk*, 114, 40–46.
- Banks, A. J., y T. E. Martin (2001) Host activity and the risk of nest parasitism by brown-headed cowbirds. *Behavioural Ecology* 12:31–40
- Baptista, L. F., y D. E. Kroodsma (2001). Avian bioacoustics. *Handbook of the birds of the world*, 6, 11-52.
- Bass, H. E., L. N. Bolen, R. Raspet, W. McBride y J. Noble (1991). Acoustic propagation through a turbulent atmosphere: Experimental characterization. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 90(6), 3307-3313.

- Benaim, G. F. y B. Sainz (2015) Diferencias entre vocalizaciones del Querrequerre (Corvidae: *Cyanocorax yncas*) de poblaciones montaÑeras al norte y sur de Caracas, Venezuela.
- Bibby, C., N. Burguess, D. Hills y S. Mustoe (2000). Bird Census Techniques. Amsterdam, The Netherlands: Academic Press.
- Blumenrath, S. y T. Dabelsteen. (2004). Degradation of Great Tit (*Parus major*) Song Before And After Foliation: Implications for Vocal Communication in a Deciduous Forest. Behaviour. 141. 935-958.
- Blumstein, D. T., y A. C. Turner (2005). Can the acoustic adaptation hypothesis predict the structure of Australian birdsong?. Acta Ethologica, 8(1), 35-44.
- Blumstein, T. y C. Daniel (1998). A test of the acoustic adaptation hypothesis in four species of marmots. Animal Behaviour, 2, 12.
- Blumstein, D. T., E. Fernández-Juricic, P. A. Zollner y S. C. Garity (2005). Inter-specific variation in avian responses to human disturbance. Journal of applied ecology, 42(5), 943-953.
- Bohn, D. (1987). Environmental Effects on the Speed of Sound. Journal of the Audio Engineering Society. 36.
- Boncarglio, G. y N. Saino (2007). Habitat structure and the evolution of bird song: a meta-analysis of the evidence for the acoustic adaptation hypothesis. Functional Ecology. 21, 134–142.

Bradbury, J.W. y S. L. Vehrencamp (1998). Principles of animal communication. Sinauer Associates, Sunderland, MA.

Brenowitz, E. (2004). Plasticity of the Adult Avian Song Control System. Annals of the New York Academy of Sciences. 1016. 560 - 585. 10.1196/annals.1298.006.

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

Brumm, H. y M. Naguib (2009). Capítulo 1 Environmental Acoustics and the Evolution of Bird Song. Advances in The Study of Behavior – Advanced in the Study of Behaviour 40. 1-33.

Brown, C. H., y C. G. Maloney (1986). Temporal integration in two species of Old World monkeys: Blue monkeys (*Cercopithecus mitis*) and grey-cheeked mangabeys (*Lophocebus albigena*). The Journal of the Acoustical Society of America, 79(4), 1058-1064.

Brumm, H., K. Voss, I. Kollmer y D. Todt. (2004). Acoustic communication in noise: regulation of call characteristics in a New World monkey. Journal of Experimental Biology 207: 443–448.

Bullock, S. H. (1986). Climate of Chamela, Jalisco, and trends in the south coastal region of Mexico. Archives for Meteorology, Geophysics, and Bioclimatology, Series B, 36(3-4), 297-316.

Carter, M. (1986). The Parasitic Behavior of the Bronzed Cowbird in South Texas. The Condor, 88(1), 11-25

Catchpole, C.K. y P. J. B. Slater (1995) Bird Song: Biological Themes and Variations, Cambridge University Press

Catchpole, C. K., y P. J. B. Slater (2008). How song develops. Bird song: biological themes and variations, 49-84.

Chappell, M. A., M. Zuk, T. H. Kwan y T. S. Johnsen (1995) Energy cost of an avian vocal display: crowing in red junglefowl. Animal Behaviour 49, 255–257.

Ceballos, G., A. Székely, A. García, P. Rodríguez y Noguera, F. (1999). Programa de manejo de la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala. México DF (México): Instituto Nacional de Ecología, SEMARNAP.

Center for Conservation Bioacoustics. (2014). Raven Pro: Interactive Sound Analysis Software (Version 1.5) [Computer software]. Ithaca, NY: The Cornell Lab of Ornithology. Disponible en: <http://ravensoundsoftware.com/>.

Chamberlain, D. R., W. B. Gross, G. W. Cornwell y H. S. Mosby (1968). Syringeal anatomy in the common crow. The Auk, 85(2), 244-252.

Charif, R., A.M. Waack y L.M. Strickman (2010). Raven Pro 1.4 User's Manual. Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, NY.

Clayton, N. y N. Emery (2007). The social life of corvids. Current Biology 17, 16.1-2

Collins, B. W. y E. Becker (2001). Estimation of horizontal cover. Journal of Range Management, 54, 4.

- Cosens, S. E., y J. B. Falls (1984). A comparison of sound propagation and song frequency in temperate marsh and grassland habitats. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 15(3), 161-170.
- Dooling, R. J. (1979). Temporal summation of pure tones in birds. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 65(4), 1058-1060.
- Dooling, R. J. y M. H. Searcy (1985). Temporal integration of acoustic signals by the budgerigar (*Melopsittacus undulatus*). *Journal of the Acoustical Society of America*. 77, 1917–1920.
- Ellis, J. M. (2008). The vocal repertoire of the white-throated magpie-jay (*Calocitta formosa*). Cornell University. 170
- Emery, N. (2004). Are corvids ‘feathered apes’? Cognitive evolution in crows, jays, rooks, and jackdaws. *Comparative Analysis of Minds*. 181-213.
- Emery, N. y Clayton (2004) The Mentality of Crows: Convergent Evolution of Intelligence in Corvids and Apes. *Science* 306, 1903-1907.
- Evans, E. J., y E. N. Bazley (1956). Biophysical Aspects of Sound Communication in Insects. *Acoustica*. Vol, 6, 238.
- Farabaugh, S., A. Linzenbold y R. Dooling (1994). Vocal plasticity in budgerigars (*Melopsittacus undulatus*): Evidence for social factors in the learning of contact calls. *Journal of Comparative Psychology*. 108. 81-92.

- Fiorini, V., M. De Marsico, C. Ursino y J. Reboreda (2019). Obligate Brood Parasitism on Neotropical Birds. *Behavioral Ecology of Neotropical Birds*. 4-5.
- Fischer, J. y E. Ey (2009). The “Acoustic Adaptation Hypothesis” - a review of the evidence from birds, anurans and mammals. *Bioacoustics*, 19, 21 -48
- Fleischer, T. L., y G. E. Woolfenden (2004). Florida Scrub-jays eject foreign eggs added to their nests. *Journal of Field Ornithology*, 75(1), 49-50.
- Forrest, T.G. (1994) From sender to receiver: propagation and environmental effects on acoustic signals. *American Zoologist* 34, 644–654.
- Frazer, G.W., C. D. Canham y K. P. Lertzman 1999. Gap Light Analyzer (GLA), Version 2.0: Imaging software to extract canopy structure and gap light transmission indices from true-colour fisheye photographs, user’s manual and program documentation. Copyright © 1999: Simon Fraser University, Burnaby, British Columbia, and the Institute of Ecosystem Studies, Millbrook, New York.
- Fröhlich, M., C. Sievers, S. Townsend, T. Gruber y C. Van Schaik (2019) Multimodal communication and language origins: integrating gestures and vocalizations. *Biological Reviews* 94. 1809-1829
- Garamszegi, L.Z. y J. M. Avilés (2005) Brood parasitism by brown-headed cowbirds and the expression of sexual characters in their hosts. *Oecologia* 143, 167–177.

- García-Oliva, F., E. Ezcurra y L. Galicia (1991). Pattern of rainfall distribution in the Central Pacific Coast of Mexico. *Geografiska Annaler: Series A, Physical Geography*, 73(3-4), 179-186.
- García-Oliva, F., Camou, A., y J. M. Maass. (2002). El clima de la región central de la costa del Pacífico mexicano. *Historia natural de Chamela*, 3-10.
- Gaunt, A.S. y S. Nowicki (1998) Sound Production in Birds: Acoustics and Physiology Revisited. In: Hopp S.L., Owren M.J., Evans C.S. (eds) *Animal Acoustic Communication*. Springer, Berlin, Heidelberg. 291-321
https://doi.org/10.1007/978-3-642-76220-8_9
- Gil, D. y M. Gahr (2002) The honesty of bird song: multiple constraints for multiple traits. *Trends in Ecology and Evolution* 17, 133–141.
- Gish, S.L. y E. S. Morton (1981) Structural adaptations to local habitat acoustics in Carolina wren songs. *Zeitschrift für Tierpsychologie* 56, 74–84.
- Goodwin, D. (1986). *Crows of the World* (Second edition). British Museum (Natural History) London
- 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
- Hardy, J. W. (1976). Comparative breeding behavior and ecology of the bushy-crested and Nelson San Blas jays. *The Wilson Bulletin*, 96-120.

- Hardy, W. (1979). Vocal Repertoire and Its Possible Evolution in the Black and Blue Jays (*Cissilopha*). *Wilson Ornithological Society*, 91, 187-201.
- Hardy, J. W. y R. J. Raitt (1977). Relationships between the two races of the San Bias Jay *Cyanocorax sanblasiana*. *Bulletin of the British Ornithologists' Club*, 97, 27-31.
- Hulse, S. H. (2002). Auditory scene analysis in animal communication. In *Advances in the Study of Behavior* (Vol. 31, pp. 163-200). Academic Press.
- Klump, G. (1996). Bird communication in the noisy world. Ecology and evolution of acoustic communication in birds (Kroodsma, D.E. y Miller, E.H., eds). Cornell University Press, Ithaca, NY, p. 321-338
- Klump, G. M. y E. H. Maier (1990). Temporal summation in the European starling (*Sturnus vulgaris*). *J. Comparative Psychology*. 104, 94–100.
- Kuroda, N. (1974). Some behavior and vocalization of jungle crow, illustrated by photos and sketches. *Journal of the Yamashina Institute for Ornithology*, 7(4), 427-437.
- Laiolo, P. y A. Rolando (2001). Ecogeographic correlates of morphometric variation in the Red-billed Chough (*Pyrrhocorax pyrrhocorax*) and the Alpine Chough (*Pyrrhocorax graculus*). *Ibis*. 143. 602 - 616.
- Laiolo, P., y A. Rolando (2003). The evolution of vocalisations in the genus *Corvus*: effects of phylogeny, morphology and habitat. *Evolutionary Ecology*, 17(2), 111-123.

- Lang, A. B., I. Teppner, M. Hartbauer y H. Römer (2005). Predation and noise in communication networks of neotropical katydids. In "Animal Communication Networks." (P. K. McGregor, Ed.), pp. 152–169. Cambridge University Press, Cambridge.
- Larsen, O.N. y 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. — *Journal of Acoustic Society of America*. 93, p. 2206-2220.
- Levy, E. y E. Madden (1933). The point method of pasture analysis. *N. Z. Journal of Agricultural Research*. 46: 267–279.
- Marler, P. y H. Slabbekoorn (2004). *Nature's Music: The Science of Birdsong*. California: Elsevier.
- Marten, K., y P. Marler (1977). Sound transmission and its significance for animal vocalization. *Behavioral ecology and sociobiology*, 2(3), 271-290.
- Marten, K., Quine, D., y P. Marler (1977). Sound transmission and its significance for animal vocalization: II. Tropical forest habitats. *Behavioral ecology and sociobiology*, 291-302.
- Maynard-Smith, J. y D. Harper (2003) *Animal Signals*. Oxford Series in Ecology and Evolution
- McGregor, P.K. y T.M. Peake. (2000) Communication networks: social environments for receiving and signalling behaviour. *Acta Ethologica* 2, 71–81.

- Michelsen, A., y O. N. Larsen (1983). Strategies for acoustic communication in complex environments. *Neuroethology and behavioral physiology*. 321-331 Springer, Berlin, Heidelberg.
- Morton, S. E. (1975). Ecological Sources of Selection on Avian Sounds. *The American Naturalist*, 109, 19.
- Morton, E. S., y K. Young (1986). A previously undescribed method of song matching in a species with a single song “type”, the Kentucky warbler (*Oporornis formosus*). *Ethology*, 73(4), 334-342.
- Nemeth, E., N. Pieretti, S. A. Zollinger, N. Geberzahn, J. Partecke, A. C. Miranda y H. Brumm (2013) Bird song and anthropogenic noise: vocal constraints may explain why birds sing higher-frequency songs in cities. *Proceedings of the Royal Society Biological Sciences*. 280
- Nicholls, J.A. y A. W. Goldizen (2006) Habitat type and density influence vocal signal design in satin bowerbirds. *Journal of Animal Ecology* 75, 549–558.
- Noguera, F., J. Vega, A. García y M. Quesada (2002). *Historia Natural de Chamela*. México: Instituto de Biología UNAM.
- Palestrini, C. y A. Rolando (1996). Differential calls by Carrion and Hooded Crows (*Corvus corone corone* and *C. c. cornix*) in the Alpine hybrid zone. *Bird Study*, 43(3), 364-370.
- Promis, A., y G. Cruz (2009). Fotografías hemisféricas: un método para estimar estructuras del dosel arbóreo e iluminación en el interior del bosque. *Revista Bosque Nativo*, 44, 12-15.

- Rabin, L. y C. Greene (2002). Changes to Acoustic Communication Systems in Human-Altered Environments. *Journal of Comparative Psychology* 116. 137-41.
- Ramoni-Perazzi, Bianchi-Ballesteros, Otero, Soto-Werschitz y Bianchi-Pérez (2009) Giant Cowbird (*Molothrus oryzibora*) as brood parasite of Green Jay (*Cyanocorax yncas*) in the Venezuelan andes. *Ornitología Neotropical* 20, 305-309
- Rogers, L. J y G. T. Kaplan (2000) Songs, roars, and rituals: communication in birds, mammals, and other animals. Harvard University Press, USA
- Ryan, M. J., y E. A. Brenowitz (1985). The role of body size, phylogeny, and ambient noise in the evolution of bird song. *The American Naturalist*, 126(1), 87-100.
- Rzedowski, J., y L. Huerta (1994). *Vegetación de México*. México: Limusa, Noriega Editores.
- Okanoya, K. y R. J. Dooling (1991). Detection of species-specific calls in noise by Zebra Finches (*Poephila guttata*) and Budgerigars (*Melopsittacus undulatus*): Time or frequency domain? *Bioacoustics* 3, 163–172.
- Ord, T. J., J. A. Stamps y J. B. Losos (2010). Adaptation and plasticity of animal communication in fluctuating environments. *Evolution: International Journal of Organic Evolution*, 64(11), 3134-3148.
- Pablo, L., Tubaro y T. Enrique Dialect Differences in the Song of *Zonotrichia capensis* in the Southern Pampas: A Test of the Acoustic Adaptation

- Hypothesis, *The Condor*, Volume 96, Issue 4, 1 November 1994, Pages 1084–1088, <https://doi.org/10.2307/1369117>
- Potash, L.M. Noise-induced changes in calls of the Japanese quail. *Psychological Science* 26, 252–254 (1972). <https://doi.org/10.3758/BF03328608>
- Popp, J., R. Ficken y J. Reinartz (1985). Short-Term Temporal Avoidance of Interspecific Acoustic Interference among Forest Birds. *The Auk*, 102(4), 744-748. Retrieved October 9, 2020, from <http://www.jstor.org/stable/4086711>
- Sainz- Borgo (2015) Reporte de parasitismo de *Molothrus bonariensis* sobre *Cyanocorax yncas* en Venezuela *Revista Zeledonia* 19: 2
- Saunders, J., y R. Slotow (2004). The evolution of song structure in southern African birds: an assessment of the acoustic adaptation hypothesis. *Ostrich-Journal of African Ornithology*, 75(3), 147-155.
- Schuster, S., S. A. Zollinger, J. Lesku y H. Brumm (2012). On the evolution of noise-dependent vocal plasticity in birds. *Biology Letters*. 8. 10.
- Scott-Phillips (2008) Defining Biological Communication. *Journal Compilation. European Society for Evolutionary Biology* 25. 387-395
- Searcy, W. y S. Nowicki (2005). The Evolution of Animal Communication: Reliability and Deception in Signaling Systems. *Behaviour* 150 (2013) 951–955
- Sebastián-González, E., J. Aardt, K. Sacca, J. Magalhães, D. Kelbe y P. Hart (2018). Testing the acoustic adaptation hypothesis with native and introduced birds in Hawaiian forests. *Journal of Ornithology*, 159, 827–838.

- Seddon, N. (2005). Ecological adaptation and species recognition drives vocal evolution in neotropical suboscine birds. *Evolution*, 51, 200–215
- Slabbekoorn, H. y M. Peet (2003). Birds sing at higher pitch in urban noise. *Nature*. 424. 267.
- Slabbekoorn, H., y T. B. Smith (2002). Bird song, ecology and speciation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 357, 493-503.
- Soler, M. y A. P. Møller (1990) Duration of sympatry and coevolution between the great spotted cuckoo and its magpie host. *Nature* 343:748–750
- Soler, J.J., J. G. Martínez, M. Soler, A. P. Møller (1999) Host sexual selection and cuckoo parasitism: an analysis of nest size in sympatric and allopatric magpie *Pica pica* populations parasitized by the great spotted cuckoo *Clamator glandarius*. *Proceedings of the Royal Society of London. Biological Sciences* 266:1765–1771
- Stamps, J., y T. G. Groothuis (2010). The development of animal personality: relevance, concepts and perspectives. *Biological Reviews*, 85(2), 301-325.
- Stephen, N. (1989). Vocal Plasticity in Captive Black-Capped Chickadees: The Acoustic Basis and Rate of Call Convergence. 08-09-2020, de Animal Behaviour Society Sitio web: <http://www.nowickilab.org/papers/N89ab.pdf>
- Stoddart, P.K. 1997. Ecology and Evolution of Accoustic Communication in Birds. Chapter 20: Vocal Recognition of Neighbors by Territorial Passerines. First Edition. Comstock Publishing Associates / Cornell University Press.

- Suthers, R., F. Goller y C. Pytte (1999) The neuromuscular control of birdsong
Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological
Sciences 354, 927–939 <http://doi.org/10.1098/rstb.1999.0444>
- Tubaro, P. (1999). Bioacústica aplicada a la sistemática, conservación y manejo de
poblaciones naturales de aves. Sociedad Española de Etología, 1, 14.
- Ridgely, R. S. y G. Tudor (2009). Field guide to the songbirds of South America: the
passerines. University of Texas Press.
- Vargas, G. F. P., y S. L. Prado (2014). Variación del canto de *Hylophilus flavipes*
(Aves: Vireonidae) en tres regiones del valle del río Magdalena, Colombia.
Revista Tumbaga, 1(9).
- Verrel, P.A. (1991) Illegitimate exploitation of sexual signalling systems and the
origin of species. Ethology Ecology and Evolution 3, 273–283.
- Watson, C. S., y R. W. Gengel (1969). Signal duration and signal frequency in
relation to auditory sensitivity. The Journal of the Acoustical Society of
America, 46(4B), 989-997.
- Welford, M. R., A. Vásquez, P. Sambrano, T. Nunnery, y B. Ulman. (2007). Evidence
for Giant Cowbird *Molothrus oryzivora* broodparasitism of Turquoise Jays
Cyanolyca turcosa in northwest Ecuador and how this alters our
understanding of cowbird brood parasitism. Cotinga 27: 58–60.
- Wiley, R.H. (1991) Associations of song properties with habitats for territorial Oscine
birds of eastern North America. American Naturalist 138, 973–993.

Wiley, R. y D. Richards (1978). Physical constraints on acoustic communication in the atmosphere: Implications for the evolution of animal vocalizations. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 3. 69-94.

Wilson, E.O. (1975) *Sociobiology: The new synthesis*. Cambridge, Mass., Belknap Press of Harvard University Press.

Wood, W. E., y S. M. Yezerinac (2006). Song sparrow (*Melospiza melodia*) song varies with urban noise. *The Auk*, 123(3), 650-659.