

EVALUACION DE LA HIPOTESIS DE LA DETECCION ALERTADA EN EL CANTO DEL CHINGOLO (*Zonotrichia capensis*). I. EXPERIMENTOS CON PLAYBACKS DE CANTOS COMPLETOS Y FRACCIONADOS

PABLO L. TUBARO, FABIAN M. GABELLI, I. M. MOZETICH, Y ENRIQUE T. SEGURA

Laboratorio de Biología del Comportamiento. Instituto de Biología y Medicina Experimental. Obligado 2490 (1428) Buenos Aires. Argentina

RESUMEN. La Hipótesis de la Detección Alertada sugiere que la diferenciación estructural del canto de las aves constituye una adaptación para la comunicación a distancia en un ambiente ruidoso. De acuerdo con esta hipótesis, las introducciones actuarían como elementos "alertadores" que avisan a los potenciales receptores de la llegada de la porción informativa de la señal, contenida en las restantes porciones del canto.

Nosotros evaluamos la validez de la Hipótesis de la Detección Alertada en el chingolo (*Zonotrichia capensis*), a través de un estudio de las respuestas evocadas por los playbacks con cantos completos y sus partes constituyentes aisladas (tema y trino). Los chingolos respondieron más a los cantos completos que a los temas y trinos por separado, mientras que la respuesta a estos últimos fue aproximadamente equivalente. Estos resultados difieren de las predicciones de la Hipótesis de la Detección Alertada según las cuales tanto el canto completo como el trino serían los únicos estímulos capaces de desencadenar respuestas significativas de similar intensidad. *Palabras clave:* detección alertada, Chingolo, *Zonotrichia capensis*, playbacks, canto.

Evaluation of the alerted detection hypothesis in the song of the Rufous-collared Sparrow. I. Experiments with complete and sectioned songs

SUMMARY. The Alerted Detection Hypothesis suggests that the bird-song structure is adaptive for long-range communication in a noisy environment. According to this hypothesis, the introductory part of the song may act as an "alerting" element, which warns potential receptors about the arrival of the informative portion of the signal, contained in the remaining parts of the song.

We evaluated the Alerted Detection Hypothesis in the Rufous-collared Sparrow (*Zonotrichia capensis*) using a playback design with complete songs as well as their isolated constitutive parts (theme and trill). The Rufous-collared Sparrows responded more to the complete songs than to the themes and trills. However, both themes and trills evoked a similar response. These results contrast with those predicted by the Alerted Detection Hypothesis, which states that only complete songs and trills would have elicited significant responses of similar intensity.

Key words: alerted detection, Rufous-collared Sparrows, *Zonotrichia capensis*, playbacks, song.

INTRODUCCION

El canto del chingolo (*Zonotrichia capensis*) está compuesto por dos partes bien diferenciadas: una introducción o "tema" y una porción final o "trino" (Nottebohm 1969). El tema está formado por un número variable de notas silbadas (tonos puros con una lenta modulación de frecuencia), mientras que el trino resulta de la repetición más o menos rápida de una misma nota que posee una marcada modulación descendente. De acuerdo con el número, orden y forma de las notas, es posible distinguir diferentes temas. Por lo general, cada macho canta un sólo tema (un 6% de los individuos canta más de uno, Tubaro 1990), pero dentro de una población dada cada macho puede utilizar un tema diferente. El trino, por el contrario, es muy constante en sus características para todos los machos que habitan una misma zona, aunque se han descrito un gran número de variaciones entre localidades (dialectos) que parecen distribuirse siguiendo los diferentes tipos de vegetación existentes (Nottebohm 1969, 1975, Handford y Nottebohm 1976, Handford 1981, 1988, Handford y Loughheed 1991, Loughheed y col. 1989, Tubaro *et al.*, 1993, Tubaro y Segura 1994).

La diferenciación estructural del canto del chingolo en una introducción conformada por pocas notas tonales, seguida por un trino, constituye una característica compartida con numerosas especies de Passeriformes (ver Richards 1981).

Aunque existen muchas teorías que intentan explicar funcionalmente la estructura del canto de las aves (para una revisión del problema ver Becker 1982, Date *et al.*, 1991), una explicación ecológicamente interesante es la ofrecida por la Hipótesis de la Detección Alertada (Richards 1981), según la cual la diferenciación estructural del canto ha evolucionado como una adaptación para la comunicación a distancia en un ambiente ruidoso. Esta hipótesis propone que el tema actuaría como un elemento "alertador" que avisa a los receptores del arribo inminente de la porción informativa de la señal: el trino. Este último podría informar

a los receptores acerca de la identidad específica o poblacional del emisor (Nottebohm 1969, pero ver Handford y Loughheed 1991), o incluso acerca de su estado motivacional (Becker 1982).

Diferentes autores han sugerido que las introducciones de los cantos de los Passeriformes actuarían como elementos alertadores que facilitan la detección y el reconocimiento de la porción informativa de la señal (Shiovitz 1975, Ficken y Ficken 1973, Becker 1976, Richards 1981). De acuerdo con la Hipótesis de la Detección Alertada, la introducción de los cantos, por sus características tonales y estructura simple, posee una elevada detectabilidad que la habilita para actuar como elemento alertador, aunque esa misma simpleza y la elevada convergencia interespecífica anularía cualquier posibilidad de codificación de un mensaje especie-específico (Richards 1981, Wiley y Richards 1978, 1982)

La hipótesis de la Detección Alertada predice que el playback con introducciones sería incapaz de evocar respuestas (ya que se trata de una señal sin información biológica relevante), mientras que éstas deberían ocurrir cuando son presentados y detectados el trino sólo o el canto completo (ya que ambos estímulos contienen la porción informativa de la señal).

En este estudio se pondrá a prueba la validez de la Hipótesis de la Detección Alertada para el chingolo, mediante la realización de un experimento de playback con versiones completas de cantos provenientes del dialecto de Talar y del dialecto de Estepa (Tubaro *et al.*, 1993), y con cada una de sus partes constituyentes (tema y trino por separado).

METODOS

AREA DE ESTUDIO

Todas las sesiones de playback fueron realizadas en la Ea. El Destino (35° 05' S, 57° 31' W), situada en el Partido de Magdalena, Provincia de Buenos Aires. El área constituye un refugio privado de fauna y flo-

ra, con importantes comunidades de bosque xeromórfico natural, conocido como talares (asociaciones de *Celtis tala*, fam. *Ulmaceae*; *Jodina rhombifolia*, fam. *Santalaceae*; *Scutia buxifolia*, fam. *Rhamnaceae*; y *Acacia caven*, fam. *Leguminosae*; entre otras especies). Los talares están poblados por una rica avifauna, que incluye docenas de especies comunes además del chingolo.

SUJETOS EXPERIMENTALES

Durante la primera quincena de enero de 1986, se marcó y grabó un total de ocho machos territoriales de la población de Talar. Sonogramas de uno a tres cantos por individuo fueron realizados con un sonógrafo digital UNIGOM II, en el rango de frecuencia 0-10000 Hz. Estos sonogramas confirmaron que todos los sujetos experimentales cantaron el dialecto de Talar (Tubaro *et al.*, 1993), con un intervalo de trino (separación temporal entre puntos equivalentes de dos notas consecutivas del trino) que osciló entre los 89 y 113 ms.

PROCEDIMIENTO EXPERIMENTAL

El experimento se realizó durante la tercera semana de Enero y consistió en dos sesiones de playback separadas por un mínimo de cuatro días. Cada sesión de playback constó de cuatro ciclos de tres períodos de observación cada uno. Los períodos de observación se denominaron: Pre-playback, Playback y Post-playback; y duraron 210 s cada uno. Los estímulos fueron presentados sólo durante el período de Playback. La separación temporal entre la terminación del Post-playback de un ciclo y el comienzo del Pre-playback del ciclo siguiente fue de 5 minutos. De esta manera, la duración total de cada sesión fue de aproximadamente 57 minutos.

Durante la primera sesión se presentaron cuatro tipos de cantos completos (uno por cada ciclo) a cada sujeto. Según sus características, estos pudieron ser: tema A + trino de talar (AT); tema A + trino de este-

pa (AS); tema I + trino de talar (IT); y tema I + trino de estepa (IS). La diferencia fundamental entre los trinos del dialecto del Talar y los de la Estepa radica en la separación temporal de las notas del trino (ver Tubaro 1990, Tubaro *et al.* 1993), mientras que la diferencia entre los temas está en el número y modulación de sus notas. Para la población de Talar, el tema A está presente en más del 68% de los machos cantantes, mientras que el tema I sólo representa el 8%. Aunque los trinos de talar son significativamente distintos de los de la estepa (intervalos de trino de 94 y 97 ms vs. 69 y 61 ms, respectivamente), la diferencias son pequeñas comparadas con el rango de variación presente dentro de la especie (el rango de intervalos de trino entre los diferentes dialectos va de menos de 20 ms a más de 400 ms). La razón para el empleo de diferentes temas y trinos en el experimento fue aumentar la generalidad de los resultados, reduciendo la pseudoreplicación (Kroodsma 1989). La Fig. 1 muestra los sonogramas de los cantos completos usados como estímulos. Durante la segunda sesión de playback se presentaron sólo introducciones y trinos por separado: tema A (A); tema I (I); trino de talar (T); y trino de estepa (S). La Fig. 2 muestra los sonogramas de los cantos incompletos utilizados como estímulos. Todos los cantos fueron presentados en su forma no degradada, es decir, sin atenuación diferencial de frecuencias ni el agregado de ecos que alteren el patrón temporal de distribución de energía de la señal.

En cada sesión los playbacks de canto fueron emitidos desde el centro aproximado de cada territorio (Brooks y Fall, 1975), a través de un parlante conectado por medio de un cable de 11m a la salida de un grabador UHER 4000 Report-L. Para la edición de las cintas de playback se procedió primero a su montaje en cassette (utilizando para ello un Sansui stereo cassette deck SC 1300 y un integrated DC servo amplifier A60), y luego a su transcripción a cinta abierta utilizando un UHER 4000 Report-L a la velocidad de 9.5 cm/s. La cinta de playback quedó compuesta por 12 repeticiones de un mismo estímulo separadas por

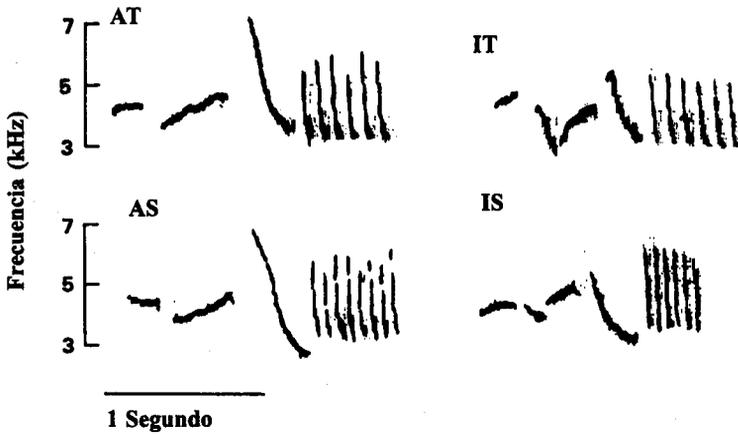


Figura 1. Sonogramas de los cantos completos utilizados en el experimento de playback. AT = tema A + trino talar; AS = tema A + trino estepa; IT = tema I + trino talar; IS = tema I + trino estepa.

intervalos de silencio de entre 12 y 15 s (para compensar las diferencias de duración entre los cantos completos e incompletos). La elección de estos intervalos se basó en los valores normales para los chingolos, que oscilan entre los 10 y los 15 s (Nottebohm 1969, Tubaro 1990).

Cada sujeto recibió los estímulos (E) de la primera y segunda sesión de playback en diferente orden para contrabalancear el efecto que la experiencia previa pueda tener sobre la respuesta (por ejemplo como consecuencia del fenómeno de habituación, Peek y Petrinovich 1984). Así, para el sujeto 1 durante la sesión de cantos completos, E1 = AT; E2 = AS; E3 = IT; y E4 = IS; mientras que para el sujeto 2, E1 = IT; E2 = AS; E3 = AT; E4 = IS; etc. Para cuatro sujetos, al final del Post-playback del E4 de la sesión con cantos incompletos, se agregó un estímulo más (E5), idéntico al E1 utilizado en la sesión de cantos completos. Dado que no se contrabalanceó el orden de la sesión de cantos completos vs. sus partes aisladas, la presentación del E5 tuvo por objeto evaluar si la experiencia de la primera sesión de playback puede haber afectado las respuestas dadas durante la segunda sesión.

VARIABLES DE RESPUESTA

Durante cada período de observación se registraron tres variables de respuesta: el

número de vuelos, el número de cantos completos, y la distancia al parlante (separación entre el sujeto y el parlante a través del cual se presentaron los estímulos). Esta última variable fue medida al comienzo de cada

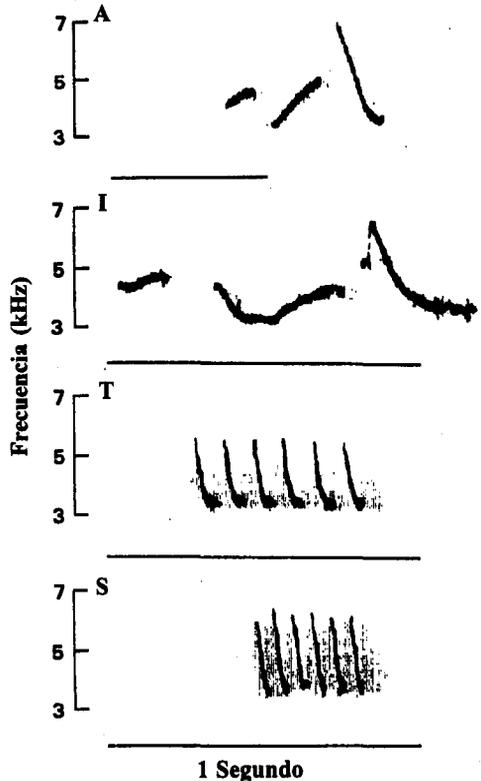


Figura 2. Sonogramas de los temas y trinos utilizados en el experimento de playback. A = tema A; I = tema I; T = trino talar; S = trino estepa.

intervalo, usando la técnica de muestreo instantáneo (Martin y Bateson 1986). Debido a las dificultades para determinar con exactitud esta variable en condiciones experimentales, se asignó un rango 1 para aquellas distancias menores o iguales a 3, un rango 2 para aquellas mayores a 3 m y menores o iguales a 6 m, y un rango 3 para aquellas mayores a 6 m.

Las respuestas fueron medidas por tres observadores (F. M. Gabelli, I. Mozetich y P. L. Tubaro); ubicados a 10 m del parlante y transcriptas manualmente en planillas apropiadas. Los coeficientes de confiabilidad entre observadores variaron entre el 90 y el 95% para el número de vuelos y el número de cantos. No se calcularon coeficientes de confiabilidad para la distancia al parlante debido a que los observadores establecieron los límites de las clases de distancia antes del inicio de cada sesión.

ANÁLISIS DE DATOS

Para el análisis de las respuestas de canto y vuelo se utilizó un ANOVA de dos factores de medidas repetidas, al igual que para el estudio del efecto del orden de presenta-

ción de los estímulos (Keppel, 1973). Las respuestas de aproximación al parlante fueron analizadas con un ANOVA de dos clasificaciones por rangos de Friedman.

RESULTADOS

La comparación entre el E1 de la sesión de cantos completos con el E5 de la sesión de cantos incompletos mostró que las medias del número de vuelos y de cantos no difirieron significativamente entre sí [$F_s(1,3) < 1.81, P > 0.25$], ni tampoco las medias del rango de aproximación al parlante (Análisis de varianza por rangos de Friedman $X_{2r} = 2.35, P > 0.90$). Estos resultados sugieren que la experiencia previa con un tipo de canto en esta preparación no afectó las respuestas dadas a continuación, y justifica la comparación entre cantos completos e incompletos.

NUMERO DE VUELOS

La Fig. 3 ilustra las medias de las respuestas de vuelo evocadas por los diferentes estímulos utilizados. El ANOVA entre

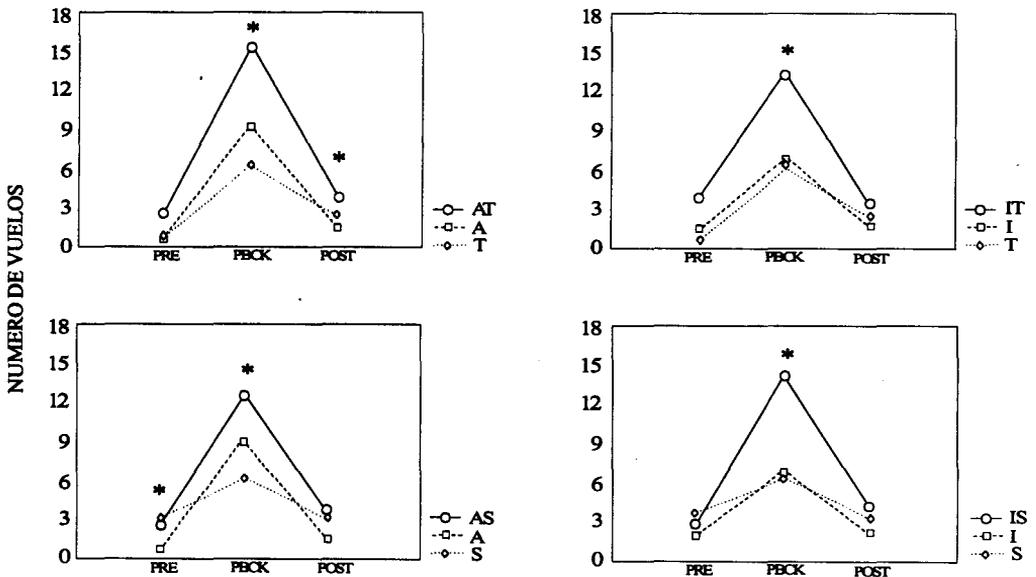


Figura 3. Respuestas de vuelo evocadas por los cantos completos, temas y trinos. PRE: Pre-playback, PBCK: Playback, POST: Post-playback. Otras abreviaturas como en las Figuras 1 y 2. Los asteriscos indican diferencias significativas entre tratamientos ($P < 0.05$), test DMS, dos colas.

los cantos completos y sus partes constituyentes, mostró la existencia de una interacción significativa (estímulo*período) en todos los casos [Fs (4,28) > 3.49, P < 0.05]. El análisis del efecto principal simple de la interacción mostró que las diferencias entre grupos ocurren fundamentalmente durante el playback [Fs (2,14) > 5.16, P < 0.05]. Los resultados de las comparaciones estadísticas (DMS 1,14; dos colas) indican que las respuestas medias de vuelo fueron significativamente mayores frente a los cantos completos que frente a sus partes constituyentes, aunque no existieron diferencias al comparar entre sí a estas últimas.

tos completos y sus partes constituyentes [Fs (4,28) > 2.92, P < 0.039], excepto para el canto AT [F (4,28) = 0.69, P = 0.61]. Sin embargo, las diferencias entre tratamientos se manifiestan sólo durante el Post-playback [Fs (2,14) > 7.95, P < 0.01]. Los contrastes DMS mostraron que los cantos completos produjeron una respuesta media de canto significativamente mayor que sus partes fraccionadas. A su vez, estas últimas, no difirieron entre sí excepto en la comparación A vs. S donde el tema evocó una respuesta mayor.

NUMERO DE CANTOS

La Fig. 4 ilustra las medias de las respuestas de canto evocadas por los diferentes estímulos utilizados. Al igual que para el caso anterior, el ANOVA mostró la existencia de interacción significativa (estímulo* período) para cada comparación de can-

APROXIMACION AL PARLANTE

Aunque existió una aproximación significativa durante el Playback y/o el Post-playback para todos los estímulos [test de Wilcoxon < 1, P < 0.052 (dos colas)], el análisis mostró la ausencia de diferencias significativas entre tratamientos para cada período ($X_{2,r} < 9.45, P > 0.22$). Por esta razón no se realizaron más comparaciones.

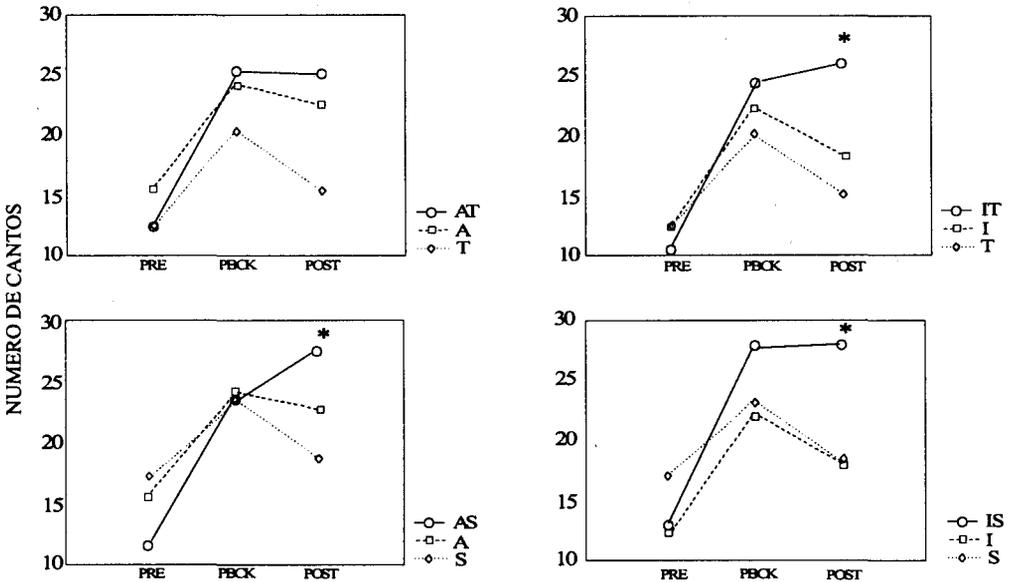


Figura 4. Respuestas de canto evocadas por los cantos completos, temas y trinos. PRE: Pre-playback, PBCK: Playback, POST: Post-playback. Otras abreviaturas como en las Figuras 1 y 2. Los asteriscos indican diferencias significativas entre tratamientos (P < 0.05), test DMS, dos colas.

DISCUSION

Los resultados del experimento demuestran que los cantos completos evocan una mayor respuesta de playback (medida en forma de vuelos y cantos) que las introducciones y trinos por separado, y que estos últimos estímulos no difirieron significativamente entre sí.

Estos resultados no concuerdan con las predicciones de la Hipótesis de Detección Alertada, según la cual sólo producirán respuestas intensas los cantos completos o sus trinos (pero no los temas). Podría argumentarse que la menor respuesta evocada por el trino en nuestro experimento (en relación al canto completo) fue debida a la dificultad de los sujetos experimentales para detectar esta señal en la manera en que fue presentada. Sin embargo, existen tres razones para descartar esta posibilidad. Primero, existió una respuesta de aproximación significativa y equivalente para todos los estímulos durante el Playback, lo cual indica que todos los sujetos pudieron detectar los cantos presentados y el lugar desde donde fueron proyectados. Segundo, los playbacks fueron realizados en presencia del sujeto experimental a una distancia inferior a los 10 m y a un volumen elevado, evitando condiciones ambientales extremas (días muy ventosos) que pudieran haber dificultado la recepción de los estímulos. Tercero, los sonogramas de los estímulos empleados no muestran indicios importantes de degradación acústica que pudiera haber disminuído su detectabilidad.

Estos resultados difieren de los reportados por Richards (1981) según los cuales *Pipilo erythrophthalmus* responde más a los cantos completos y trinos, que frente a las introducciones, y que la diferencia de respuesta entre estos dos últimos desaparece cuando se los degrada acústicamente. La degradación del trino, provocaría una disminución de su detectabilidad, capaz de explicar la pérdida de efectividad en relación a su versión normal. De acuerdo con la Hipótesis de la Detección Alertada, esta «pérdida» de detectabilidad podría ser compensada con el agregado de una introducción,

que por sí sola es incapaz de generar una respuesta. Como Richards (1981) encontró que las respuestas evocadas por los cantos completos degradados no difirieron de las desencadenadas por sus versiones normales, sus resultados han sido interpretados como una demostración de la función alertadora de la introducción del canto en aquella especie.

Aún suponiendo que el trino con que trabajamos estaba suficientemente degradado acústicamente como para dificultar su detección, y que ésta fue la causa por la cual provocó una respuesta inferior a la del canto completo, el hallazgo de una respuesta significativa frente al tema no se corresponde con las predicciones de la Hipótesis de la Detección Alertada.

El hallazgo de respuestas significativas y equivalentes frente a los temas y los trinos es compatible en principio con los modelos que proponen que la información está distribuida de manera más uniforme en el canto. Según estos modelos, las partes del canto son, hasta cierto punto, equivalentes en detectabilidad e información (ver las llamadas Hipótesis Aditiva y Sintáctica, Date *et al.*, 1991).

Para el caso particular del chingolo, la existencia de diferentes temas entre machos vecinos y la relativa homogeneidad de sus trinos (que además varían entre localidades constituyendo dialectos), ha permitido a Nottebohm (1969) postularles una función como marcador individual y poblacional, respectivamente. Para Handford y Lougheed (1991) el trino no sería un buen marcador específico dado que varía entre dialectos, y además se han detectado convergencias entre los trinos del chingolo y los de otras especies simpátricas (Handford y Nottebohm 1976). Ellos sugieren que, por sus características tonales fácilmente reconocibles (al menos para los humanos), el tema podría ser en realidad un indicador especie-específico. Nosotros hemos observado con cierta frecuencia que los chingolos producen espontáneamente temas sólo, e incluso existen poblaciones como las de la costa patagónica o la región del monte en las que es dudosa la existencia de un verdadero tri-

no (Tubaro 1990, Handford y Loughheed 1991). Mientras que la Hipótesis de la Detección Alertada no sugiere ninguna explicación funcional para estos fenómenos, la posibilidad de que el tema contenga información específica, individual y/o motivacional del emisor, sería una alternativa mucho más realista y compatible con el elevado costo energético de la actividad vocal (Brackenbury 1982).

En definitiva, las evidencias recogidas en el chingolo sugieren que el tema es una parte importante del canto, capaz de provocar por sí sólo una respuesta, y no simplemente una señal que alerta al receptor de la llegada del trino.

AGRADECIMIENTOS

Queremos expresar nuestro agradecimiento a la Fundación Elsa Shaw de Pearson y a todo su personal por la colaboración recibida durante el desarrollo de los experimentos. También agradecemos a los miembros del Laboratorio de Biología del Comportamiento, a P. Handford y a S. Loughheed por la discusión de ideas y comentarios sobre diferentes versiones del manuscrito. Los sonogramas de los estímulos fueron realizados por C. Campagna. Este estudio fue realizado con el apoyo del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas, y la Universidad de Buenos Aires.

LITERATURA CITADA

- BECKER, P.H. 1976. Artkennzeichnende gesangsmerekmale bei winter- und sommergoldhahnchen (*Regulus regulus*, *R. ignicapillus*). Z. Tierpsychol. 42:411-437.
- BECKER, P.H. 1982. The coding of species-specific characteristics in bird sounds. En: Acoustic Communication in Birds [D. E. Kroodsma; E. H. Miller y H. Ouellet (Eds.)], Vol. 1. pp. 213-252. Academic Press.
- BRACKENBURY, J.H. 1982. The structural basis of voice production and its relationship to sound characteristics. En: Acoustic Communication in Birds [D. E. Kroodsma; E. H. Miller y H. Ouellet (Eds.)], Vol. 1. pp. 53-73. Academic Press.
- BROOKS, R. J. y J. B. FALLS. 1975. Individual recognition by song in white-throated sparrows. II. Effects of location. Can. J. Zool. 53:1412-1420.
- DATE, E.M., R.E. LEMON, D.M. WEARY, y A.K. RICHTER. 1991. Species identity by birdsong: Discrete or additive information? Anim. Behav. 41:111-120.
- FICKEN, M.S. y R.W. FICKEN. 1973. Effect of number, kind and order of song elements on playback responses of the golden-winged warbler. Behaviour 46:114-128.
- HANDFORD, P. 1981. Vegetational correlates of variation in the song of *Zonotrichia capensis*, in northwestern Argentina. Behav. Ecol. & Sociobiol. 8:203-206.
- HANDFORD, P. 1988. Trill rate dialects in the rufous-collared sparrow, *Zonotrichia capensis*, in northwestern Argentina. Can. J. Zool. 66:2658-2670.
- HANDFORD, P. y F. NOTTEBOHM. 1976. Allozymic and morphological variation in population samples of rufous-collared sparrow, *Zonotrichia capensis*, in relation to vocal dialects. Evolution 30:802-817.
- HANDFORD, P. y S. LOUGHEED. 1991. Variation in length and pitch characters in the song of the Rufous-collared Sparrow, *Zonotrichia capensis*, with respect to habitat, trill dialects and body size. Condor 93:644-658.
- KEPPEL, G. 1973. Design and analysis. A researcher's handbook. Prentice-Hall Inc., Englewood Cliffs, New Jersey.
- KROODSMA, D.E. 1989. Suggested experimental designs for song playbacks. Anim. Behav. 37:600-609.
- LOUGHEED, S.C., A.J. LOUGHEED, M. RAE, y P. HANDFORD. 1989. Analysis of a dialect boundary in Chaco vegetation in the rufous-collared sparrow. Condor 91:1002-1005.
- MARTIN, P. y P. BATESON. 1986. Measuring behaviour. Cambridge University Press. Cambridge.
- NOTTEBOHM, F. 1969. The song of the chingolo, *Zonotrichia capensis*, in Argentina: description and evaluation of a system of dialects. Condor 71:299-315.
- NOTTEBOHM, F. 1975. Continental patterns of song variability in *Zonotrichia capensis*: some possible ecological correlates. Am. Nat. 109:605-624.
- PEEK, H. V. S. y L. PETRINOVICH. 1984. Habituation, sensitization, and behavior. Academic Press, INC.
- RICHARDS, D.G. 1981. Alerting and message components in song of rufous-sided towhees. Behaviour 76:223-249.
- RICHARDS, D.G. y R.H. WILEY. 1980. Reverberations and amplitude fluctuations in the propagation of sound in a forest: Implications for animal communication. Am. Nat. 115:381-399.
- SHIOVITZ, K.A. 1975. The process of species-specific song recognition by the indigo bunting, *Passerina cyanea*, and its relationship to the organization of avian acoustical behaviour. Behaviour 55:128-179.
- SIMONETTI, G., P.L. TUBARO, y E.T. SEGURA. 1996. Evaluación de la Hipótesis de la Detección Alertada en el canto del chingolo (*Zonotrichia capensis*). II. El efecto de la degradación acústica en los playbacks con cantos completos y fraccionados. Hornero 14.
- TUBARO, P. 1990. Aspectos causales y funcionales de los patrones de variación del canto del chingolo (*Zonotrichia capensis*). Tesis doctoral. FCEN. Universidad de Buenos Aires.
- TUBARO, P.L. y E.T. SEGURA. 1994. Dialect differences in the song of *Zonotrichia capensis* in the Southern Pampas: A test of the Acoustic Adaptation Hypothesis. Condor 96:1084-1088.
- TUBARO, P.L., E.T. SEGURA, y P. HANDFORD. 1993. Geographic variation in the song of the Rufous-collared Sparrow in Eastern Argentina. Condor 95:588-595.
- WILEY, R.H. y D.G. RICHARDS. 1978. Physical constraints on acoustic communication in the atmosphere. Implications for the evolution of animal vocalizations. Behav. Ecol. Sociobiol. 3:69-94.
- WILEY, R.H. y D.G. RICHARDS. 1982. Adaptations for acoustic communication in birds: sound transmission and signal detection. En: Acoustic communication in birds. [D. E. Kroodsma, E. H. Miller y H. Ouellet (Eds.)], Vol. 1. pp. 131-181. Academic Press.