

# **EVALUACION DE LA HIPOTESIS DE LA DETECCION ALERTADA EN EL CANTO DEL CHINGOLO (*Zonotrichia capensis*). II. EL EFECTO DE LA DEGRADACION ACUSTICA EN LOS PLAYBACKS CON CANTOS COMPLETOS Y FRACCIONADOS**

GERMAN SIMONETTI, PABLO L. TUBARO Y ENRIQUE T. SEGURA  
*Laboratorio de Biología del Comportamiento. Instituto de Biología y Medicina Experimental.  
Obligado 2490, (1428) Buenos Aires, Argentina*

**RESUMEN.** El canto del chingolo (*Zonotrichia capensis*) tiene dos partes: una introducción y una porción final, denominadas tema y trino, respectivamente. La Hipótesis de Detección Alertada sugiere que esta diferenciación estructural es una adaptación para la comunicación a distancia en un ambiente ruidoso. Además 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.

Nosotros pusimos a prueba esta hipótesis mediante un experimento de playback con cantos completos, temas y trinos, en sus versiones normales y degradadas acústicamente. Los chingolos respondieron más a los cantos completos y versiones normales que frente a los temas y trinos o a las versiones degradadas de los estímulos, respectivamente. Además, los temas evocaron respuestas equivalentes a la producida por los trinos.

Estos resultados difieren de las predicciones hechas por la Hipótesis de la Detección Alertada, según la cual sólo los cantos completos normales y degradados, y los trinos normales, deberían haber desencadenado una respuesta.

*Palabras clave:* detección alertada, degradación acústica, *Zonotrichia capensis*, playback, canto.

## **Evaluation of the alerted detection hypothesis in the song of the Rufous-collared Sparrow. II Effect of acoustic degradation in playbacks of complete and sectioned songs**

**SUMMARY.** The song of the Rufous-collared Sparrow (*Zonotrichia capensis*) has two parts: an introduction and a final portion referred to as "theme" and "trill", respectively. The Alerted Detection Hypothesis suggests that song structure is adaptive for long-range communication in a noisy environment. Besides, it proposes that the theme evolved as an alerting component which warns receivers about the imminence of the informative part of the signal: the trill.

We tested this hypothesis with a playback design using complete songs, themes and trills, in both normal and acoustically degraded condition. The Rufous-collared Sparrows responded more to complete and normal stimuli than to the theme, trill, and degraded stimuli, respectively. In addition, there were no differences in the strength of response elicited by themes and trills. These results contrast with the predictions of the Alerted Detection Hypothesis, according to which, only complete normal or degraded songs as well as normal trills, would have evoked responses.

*Key words:* alerted detection, acoustic degradation, *Zonotrichia capensis*, playbacks, song.

## INTRODUCCION

En la comunicación acústica a distancia (como es el caso de la comunicación a través del canto en la mayoría de los Passeriformes) la señal que llega al receptor puede diferir considerablemente de la producida por el emisor, debido a diversos fenómenos de degradación. Estos fenómenos incluyen la absorción diferencial de frecuencias, y la modificación de su patrón temporal como consecuencia de la adición de ecos y fluctuaciones de la amplitud (Wiley y Richards 1978, Richards y Wiley 1980, Wiley y Richards 1982). Además, en un ambiente natural, la señal conespecífica aparece entremezclada con una multitud de otras señales irrelevantes (ruido) producidas por el viento y por otras especies simpátricas. Ambos fenómenos, la degradación de la señal y la presencia de ruido, dificultan enormemente el desempeño del receptor, generando falsas alarmas (respuestas a la señal cuando la señal está ausente) y detecciones fallidas (falta de respuesta cuando la señal sí está presente). Una forma de disminuir estos errores sería haciendo a la señal más detectable (lo más diferente posible del ruido de fondo). Una manera de lograrlo sería a través del fenómeno de detección alertada (Raisbeck 1963), según el cual cualquier señal fácilmente detectable, que preceda inmediatamente a otra señal, disminuye la incertidumbre del receptor acerca del tiempo de arribo de la última, incrementando su detectabilidad (Egan *et al.*, 1961a, b, c).

Estudios previos basados en el estudio de la estructura del canto y las respuestas evocadas por el playback con cantos (Shio-vitz 1975, Richards 1981, Wiley y Richards 1982) han sugerido la posibilidad que las introducciones de los cantos actúen como un elemento alertador que avisa a los potenciales receptores de la llegada de la porción informativa de la señal. Esta es la base de la denominada Hipótesis de la Detección Alertada, que intenta explicar la diferenciación estructural del canto (en por ejemplo: introducción y trino) como una adaptación para la comunicación a distancia.

De esta hipótesis se derivan varias predicciones; entre ellas, que la respuesta al playback con cantos completos o trinos solos debería ser equivalente y superior a la de las introducciones, siempre y cuando todos estos estímulos sean presentados en su forma no degradada (de manera tal que todas las señales sean fácilmente detectables por el receptor). Esta predicción se basa la premisa que tanto el canto completo como el trino contienen la porción informativa (especie-específica) de la señal, mientras que la introducción (elemento alertador) carece de ella.

Otra predicción importante es que cuando las señales se presentan en su forma degradada, la respuesta al canto completo debería ser superior a la de la introducción o el trino por separado. Esto ocurriría como consecuencia del fenómeno de detección alertada, ya que la presencia de la introducción avisaría de la llegada inminente del componente informativo de la señal (el trino), haciéndolo fácilmente detectable a pesar de estar degradado acústicamente. Por otro lado, la sola presentación del trino degradado no evocaría respuesta porque no sería detectado por el receptor, mientras que la introducción degradada (aunque pueda ser detectada) tampoco produciría respuesta por carecer de información biológicamente significativa para el receptor.

En el estudio previo (Tubaro *et al.*, 1996) evaluamos la aplicación de la Hipótesis de la Detección Alertada en el chingolo (*Zonotrichia capensis*), mediante un experimento de playback con versiones no degradadas de cantos completos, introducciones (llamadas temas en esta especie) y trinos. Los resultados de dicho estudio difieren de los predichos por la Hipótesis de la Detección Alertada puesto que el canto completo evocó una respuesta significativamente mayor que los temas o los trinos por separado. Además, la presentación de temas produjo respuestas significativas y equivalentes a las producidas por los trinos.

El objetivo de este trabajo es poner a prueba las restantes predicciones de la Hipótesis de la Detección Alertada, comparando las respuestas evocadas por el playback

con cantos completos, temas y trinos, tanto en sus versiones normales como en las degradadas acústicamente.

## METODOS

### AREA DE ESTUDIO

Se trabajó en el Campus de la Universidad Nacional de Luján (34° 34' S, 58° 06' W), provincia de Buenos Aires, entre set 1988 y ene 1989. El área es básicamente un agroecosistema pampeano con pasturas artificiales, ganado vacuno y sectores de cultivo de maíz y trigo, con montes dispersos de *Eucalyptus* sp., *Casuarina* sp., álamos (*Populus* sp.), arces (*Acer* sp.), paraísos (*Melia japonica*) y frutales. La zona posee también una rica avifauna, compuesta por lo menos por tres docenas de especies comunes, además del chingolo.

### PROCEDIMIENTO EXPERIMENTAL

Para la confección de las cintas de estimulación se utilizó el canto de un chingolo de la región, correspondiente al dialecto de estepa (Tubaro 1990). Este canto se seleccionó por su calidad acústica a partir de una multitud de registros obtenidos en condiciones naturales mediante un grabador UHER 4000 Report-L, a la velocidad de 9,5 cm/s, con un micrófono direccional LEC-970 de LEEA. Todos los registros fueron analizados con un Kay Elemetrics Sonagraph, modelo 7029-A, en el rango de frecuencias 80-8000 Hz, sistema de filtros HS y modo «Wide».

Las versiones normales (no degradadas) de los cantos se realizaron mediante la regrabación del canto seleccionado, confeccionándose «cintas sin fin» (loops) con cada uno de los estímulos. Las cintas de estimulación quedaron compuestas por 15 repeticiones de un mismo estímulo, separadas por intervalos de silencio de entre 10 y 13 segundos (para compensar las diferencias de duración entre los cantos completos y los incompletos).

Para las versiones degradadas se utilizaron las mismas cintas de estimulación confeccionadas previamente, en las que se introdujeron reverberaciones y se atenuaron las altas frecuencias (ver Morton 1975, Wiley y Richards 1978, Richards 1981). El grado de degradación obtenido se cuantificó mediante un índice de degradación confeccionado para tal fin (Simonetti 1991). El Apéndice 1 describe las características de este índice y los valores obtenidos para los estímulos empleados en el estudio. La Fig. 1 muestra los sonogramas de los cantos utilizados como estímulos.

El experimento de playback se llevó a cabo entre el 9 y el 18 ene 1989. Se seleccionaron 6 machos territoriales, convenientemente anillados, separados unos de otros por una distancia no inferior a 60 m (rango = 60-300 m).

En cada sesión de playback los cantos fueron proyectados mediante un grabador SONY CFM-313S, conectado por un cable de 10 m a un sistema de parlantes con amplificación MURA PS 100, ubicados en el centro de cada territorio a fin de provocar la mayor respuesta por parte del propietario (Brooks y Falls 1975).

Cada sesión consistió en una secuencia de 5 períodos de observación de 180 s cada uno: un período de Pre-playback, para cuantificar la actividad basal de los sujetos; un período de Playback, donde se pasaban los estímulos; y 3 períodos de Post-playback.

Durante cada período se midieron las siguientes respuestas: número de cantos (completos e incompletos), número de vuelos, y distancia de aproximación al parlante. Esta última variable fue medida cada 60 s, asignándole un valor de 1 a las distancias menores o iguales a 3 m, un valor de 2 para aquellos mayores a 3 y menores o iguales a 6 m, y un valor de 3 para las mayores a 6 m. Cada sujeto recibió un total de 6 sesiones, en cada una de las cuales se presentó sólo un tipo de estímulo. Los 6 estímulos utilizados fueron los mismos para todos los sujetos: Canto Completo Normal (CN), Tema Normal (TN), Trino Normal (TRN), y sus versiones degradadas: Canto Completo Degradado (CD), Tema Degradado (TD), y

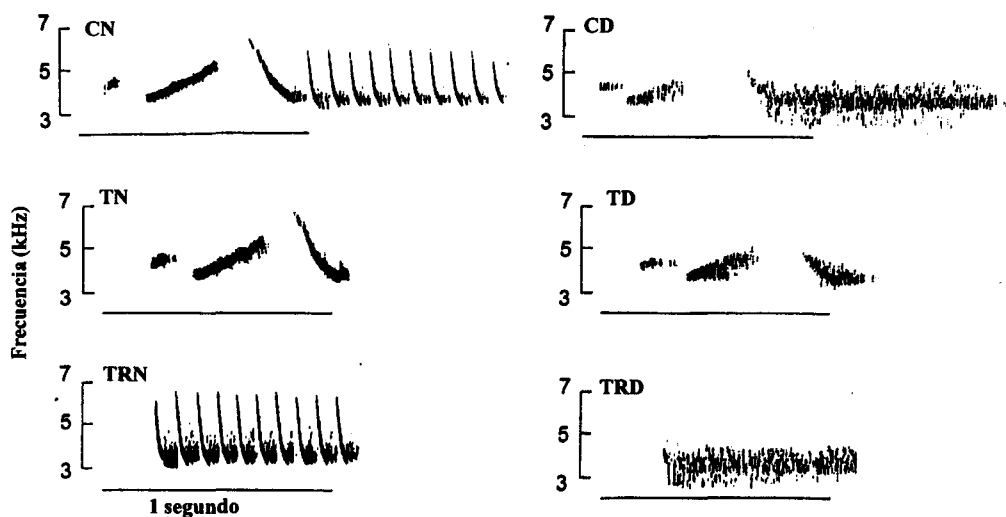


Figura 1. Sonogramas de los cantos utilizados como estímulos en los experimentos de playback. CN: canto normal, TN: tema normal, TRN: trino normal, CD: canto degradado, TD: tema degradado, TRD: trino degradado.

Trino Degradado (TRD). Tanto el tema utilizado (tipo A), como el trino empleado en este estudio, son representativos de las formas de canto más comunes entre los chingolos de la población de Luján (Tubaro 1990).

Para minimizar la habituación a corto plazo, las sesiones de cada individuo fueron separadas unas de otras por 24 horas como mínimo (Patterson y Petrinovich 1979). El orden de presentación de los estímulos para cada sujeto fue aleatorizado para contrabalancear el efecto que la experiencia previa pudiera tener sobre la respuesta.

#### ANÁLISIS DE DATOS

Los datos fueron analizados en cada período de observación por separado, mediante el análisis de la varianza por rangos de dos vías de Friedman para establecer la existencia de diferencias significativas en las respuestas dadas a los distintos estímulos; luego se aplicó el test de muestras pareadas de Wilcoxon, para determinar cuáles fueron los pares de comparaciones que difirieron significativamente entre sí (Siegel y Castellan 1989).

## RESULTADOS

### NUMERO DE VUELOS

Sólo aparecieron diferencias significativas en el número de vuelos al comparar el canto completo normal y su versión degradada, en el período de Playback (Wilcoxon  $T = 0$ ,  $P < 0.05$ , dos colas), y entre el trino normal y su versión degradada, en el mismo período ( $T = 0$ ,  $P < 0.05$ , ver Fig. 2). Aunque el canto completo, normal y degradado parecen haber inducido una mayor respuesta que sus respectivas partes por separado, tales diferencias no resultaron significativas ( $T_s \geq 2$ ,  $P > 0.05$ ).

### NUMERO DE CANTOS

El canto completo normal desencadenó un mayor número de cantos durante los tres intervalos de Post-playback ( $T_s = 0$ ,  $P < 0.05$ ) que el tema y el trino normales, y éstos últimos no difirieron entre sí ( $T_s \geq 2$ ,  $P > 0.05$ ). El canto degradado provocó una respuesta marginal significativamente mayor que el trino degradado durante el Playback y el Post-playback ( $T_s \leq 1$ ,  $P \leq 0.06$ ), y

que el tema degradado durante el período tres de Post-playback ( $T = 0$ ,  $P < 0.05$ )

El canto completo normal evocó una respuesta de cantos significativamente mayor que su versión degradada en los períodos 1 y 3 de Post-playback ( $T_s \leq 1$ ,  $P \leq 0.06$ ), mientras que la respuesta al tema normal fue significativamente mayor que frente al tema degradado en los períodos 2 y 3 de Post-playback ( $T_s = 0$ ,  $P < 0.05$ ). La respuesta frente al trino normal no difirió de la evo-

cada por su versión degradada (ver Fig. 3).

#### APROXIMACION AL PARLANTE

Para todos los estímulos se registró una aproximación al parlante durante los períodos de Playback y/o de Post-playback. Sin embargo, no se encontraron diferencias significativas para ninguna de las comparaciones realizadas entre estímulos dentro de cada

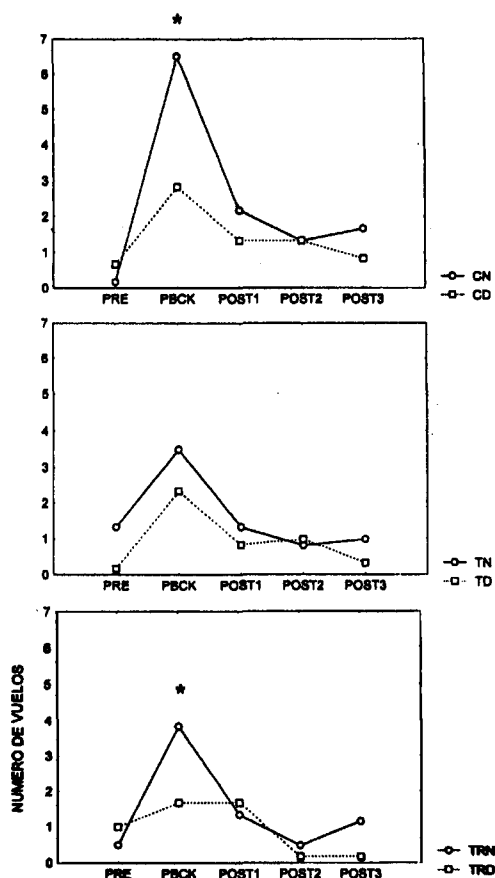


Figura 2. Respuestas de vuelo evocadas por los estímulos normales y degradados acústicamente. PRE: Pre-playback, PBCK: Playback, POST1-3: Post-playback1-3. Otras abreviaturas como en la Figura 1. Los asteriscos indican diferencias significativas entre tratamientos ( $P < 0.05$ ), test de Wilcoxon, dos colas.

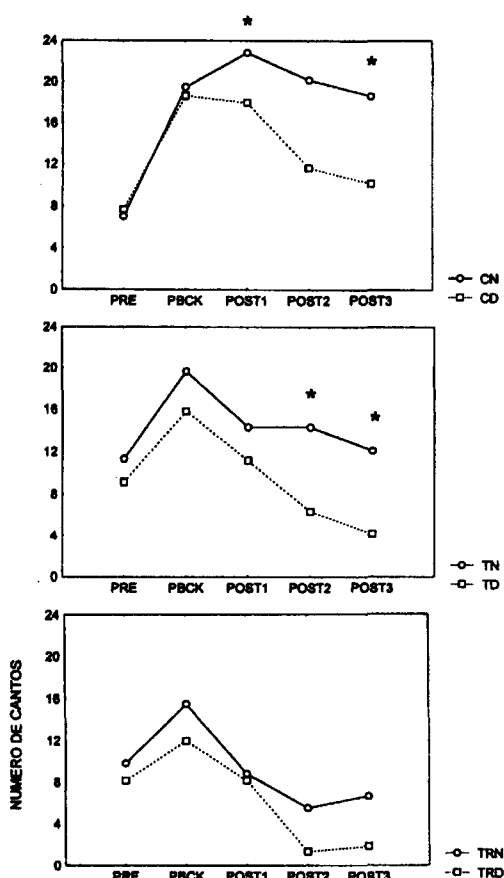


Figura 3. Respuestas de canto evocadas por los estímulos normales y degradados acústicamente. Abreviaturas como en las Figuras 1 y 2. Los asteriscos indican diferencias significativas entre tratamientos ( $P < 0.05$ ), test de Wilcoxon, dos colas.

período.

## DISCUSION

Al igual que en el estudio previo (Tubaro *et al.*, 1996), los resultados obtenidos muestran que tanto el tema como el trino del chingolo resultaron efectivos en provocar una respuesta territorial por parte de machos de la población de Luján. Estas respuestas fueron similares entre sí, pero menores que las evocadas por el canto completo. Además, la respuesta provocada por el canto completo degradado fue significativamente menor que la provocada por el canto completo normal, y lo mismo sucedió entre el tema degradado y el normal.

En general, estos resultados no concuerdan con las predicciones de la Hipótesis de la Detección Alertada, según la cual hubiéramos esperado la ausencia de respuesta frente al tema, y respuestas elevadas frente al trino normal. Aunque es cierto que la respuesta al trino degradado aumenta al ser precedido por un tema degradado (como sugiere la Hipótesis de la Detección Alertada), las respuestas al canto completo degradado siguen siendo significativamente inferiores a las evocadas por el canto completo normal.

Una alternativa que podría explicar gran parte de los resultados obtenidos es la denominada "Hipótesis Integrativa", según la cual ambas partes del canto son igualmente informativas y detectables (Richards 1981; ver también "Hipótesis Aditiva", Date *et al.*, 1991). De acuerdo a esta hipótesis, la respuesta al canto completo normal sería mayor que a cualquiera de los componentes aislados porque tendría mayor cantidad de información y sería también más detectable. Además, las respuestas evocadas por el tema y el trino no diferirían entre sí porque serían igualmente detectables y equivalentes en su valor informativo (calidad y cantidad del mensaje). Además, todos los estímulos normales evocarían una respuesta mayor que sus correspondientes versiones degradadas, porque la degradación afectaría tanto al can-

to completo como a sus componentes, haciéndolos menos detectables.

Una alternativa a esta versión de la Hipótesis Integrativa es que cada parte del canto esté especializada para la transmisión de un tipo de información particular, como la identidad específica o individual, la motivación, etc., que por requerir distintos grados de estereotipicidad de la señal, no pueden ser codificados en el mismo lugar y al mismo tiempo (Becker 1982). Puesto que el tema varía entre individuos de una misma población y el trino varía entre áreas dando lugar a la existencia de dialectos, Nottebohm (1969) sugirió que el primero podría servir para el reconocimiento individual, mientras que el segundo podría actuar como un marcador poblacional, que incluso podría actuar como un mecanismo de aislamiento reproductivo precigótico (Nottebohm 1969, Nottebohm y Selander 1972, Handford y Nottebohm 1976).

Aún cuando la comunicación a distancia en un medio ruidoso represente un problema para el chingolo, existen otros mecanismos alternativos a la detección alertada para mejorar la detectabilidad de la señal. Uno de ellos puede ser aumentar la redundancia mediante la repetición de la señal. Al igual que en muchas otras especies de Passeriformes, el chingolo emite su canto en forma de secuencias de hasta 50 o más repeticiones, con intervalos entre cántos del orden de los 10-15 s (Nottebohm 1969, Tubaro 1990). Otra alternativa puede ser el modificar las características de la señal para hacerla menos degradable por el ambiente. En relación a este punto resulta significativo que el chingolo presenta un complejo sistema de dialectos de trino que se distribuyen siguiendo los diferentes tipos de ambiente (Nottebohm 1969, Nottebohm 1975, Handford y Nottebohm 1976, Handford 1981, 1988, Loughheed *et al.*, 1989, Handford y Loughheed 1991, Tubaro *et al.*, 1993, Tubaro y Segura 1994).

Otra alternativa que permitiría explicar por qué las señales degradadas provocan menos respuesta que las normales, puede no tener que ver tanto con un problema de

detectabilidad como con un problema de estimación de la distancia al emisor. De acuerdo con la Hipótesis de Estimación de la Distancia ("Ranging Hypothesis", Morton 1986), la existencia de elementos que se degradan de manera predecible durante su propagación por el medio permitiría al receptor de la señal estimar la distancia que lo separa del emisor. Si el empleo de cantos degradados puede significar para el receptor que el emisor está lejos y no constituye una amenaza, es posible que ante estos estímulos observemos una baja respuesta. Es importante destacar que nuestro estudio se basó en la presentación de un único conjunto de estímulos para todos los sujetos, por lo cual la generalización de los resultados a la población total de cantos de chingolo de Luján está fuertemente limitada (Kroodsma 1989). Por esta razón, es que se necesitan nuevas réplicas de nuestro estudio antes de avanzar más en la discusión de las diferentes hipótesis sobre la estructura del canto.

Por último, un aspecto interesante a investigar sería por qué los cantos comienzan con un tema y terminan con un trino. Si ambos elementos fueran perfectamente equivalentes, sería posible que la combinación inversa (trino+tema) desencadenara tanta respuesta como un canto completo normal. Quizás, si cada componente del canto se combinara de manera aditiva se podrían construir "superestímulos" sumando, por ejemplo, un tema con dos trinos (de hecho existen poblaciones de chingolos que hacen esto, Nottebohm 1975). La respuesta a estos estímulos no puede predecirse en base a nuestro conocimiento actual del chingolo y en especial porque estudios en el tordo de cabeza marrón (*Molothrus ater*) han demostrado que los cantos estructuralmente "anormales" obtenidos bajo condiciones de aislamiento social, resultan ser más efectivos para provocar respuestas de cópula en las hembras y al mismo tiempo más agresión entre machos (King y West 1977, West y King 1980, West *et al.*, 1981).

## AGRADECIMIENTOS

A J. M. Gallardo†, P. Handford, S. Loughheed y a los miembros del Laboratorio de Biología del Comportamiento del Instituto de Biología y Medicina Experimental, por el apoyo y comentarios recibidos a lo largo del estudio. Este trabajo se efectuó gracias al apoyo del CONICET, la Facultad de Psicología de la Universidad de Buenos Aires, y el Museo Argentino de Ciencias Naturales.

## BIBLIOGRAFIA CITADA

- BECKER, P. 1982. The coding of species-specific characteristics in bird sounds. En: Acoustic Communication in Birds. Kroodsma, Miller y Ouellet Eds. Vol 1. 213-252. Academic Press.
- BROOKS, R. Y J. 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.
- EGAN, J.P., G.Z. GREENBERG, Y A.I. SCHULMAN. 1961a. Interval of time uncertainty in auditory detection. J. Acoust. Soc. Am. 33:771-778.
- EGAN, J.P., G.Z. GREENBERG, Y A.I. SCHULMAN. 1961b. Operating characteristics, signal detectability, and the method of free response. J. Acoust. Soc. Am. 33:993-1007.
- EGAN, J.P., A.I. SCHULMAN, Y G.Z. GREENBERG. 1961a. Memory for waveform and time uncertainty in auditory detection. J. Acoust. Soc. Am. 33:779-781.
- 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.
- KING, A.P. Y M.J. WEST. 1977. Species identification in the North American Cowbird: Appropriate responses to abnormal song. Science 195:1002-1004.
- 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.

- MORTON, E.S. 1975. Ecological sources of selections on avians sounds. *Am. Nat.* 109:17-34.
- MORTON, E.S. 1986. Predictions from the ranging hypothesis for the evolution of long distance signals in birds. *Behaviour* 99:64-86.
- 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.
- NOTTEBOHM, F. y R.K. SELANDER. 1972. Vocal dialects and gene frequencies in the Chingolo sparrow (*Zonotrichia capensis*). *Condor* 74:137-143.
- PATTERSON, T. y L. PETRINOVICH. 1979. Field studies of habituation: II. Effect of massed stimulus presentation. *J. of Comp. Physiol. Psychol.* 93:351-359.
- RAISBECK, G. 1963. *Information Theory*. Cambridge, Mass.: MIT Press.
- 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.
- SIEGEL, S. y N. CASTELLAN. 1989. *Nonparametric statistics for the behavioral sciences*. McGraw-Hill.
- SIMONETTI, G. 1991. Aspectos funcionales de la estructura del canto del chingolo (*Zonotrichia capensis*). Seminario de Licenciatura. FCEN. Universidad de Buenos Aires.
- 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., F. M. GABELLI, I. M. MOZETICH, y E. T. SEGURA. 1996. Evaluación de la Hipótesis de la Detección Alertada en el canto del chingolo (*Zonotrichia capensis*). I. Experimentos con playbacks de cantos completos y fraccionados. *Hornero* 14:27-34.
- TUBARO, P. L. 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.
- WEST, M.J. y A.P. KING. 1980. Enriching cowbird song by social deprivation. *J. Comp. Physiol. Psychol.* 94:263-270.
- WEST, M.J., A.P. KING, y D.H. EASTZER. 1981. Validating the female bioassay of cowbird song: Relating differences in song potency to mating success. *Anim. Behav.* 29:490-501.
- WILEY, R. y D. RICHARDS. 1978. Physical constraints on acoustic communication in the atmosphere: implications for the evolution of animal vocalizations. *Behav. Ecol. and Sociobiol.* 3:69-94.
- WILEY, R. y D. RICHARDS. 1982. Adaptations for Acoustic Communication in Birds: Sound Transmission and Signal Detection. En: *Acoustic communication in birds*. Kroodsma, Miller y Ouellet Eds. Vol 1. Academic Press.

## APENDICE 1

### CALCULO DE LA DEGRADACION ACUSTICA DE LOS ESTIMULOS.

A fin de cuantificar el grado de degradación de los estímulos utilizados en los experimentos de playback, se trazaron líneas sobre los sonogramas de los estímulos, en las frecuencias de 4, 5 y 6 kHz, y luego se confeccionaron dos índices, uno que mide la acumulación de ecos de la señal (índice A), y otro que mide la atenuación de sus diferentes componentes de frecuencia (índice B). El índice A se definió como  $S/(S+N)$ , siendo N la suma de las longitudes de cada una de las notas interceptadas por las líneas trazadas sobre el sonograma, y S la suma de las longitudes de los silencios entre las notas. Este índice intenta medir la degradación producida por los ecos, la cual tiende a disminuir los silencios entre las notas. De esta manera, el índice tomará valores comprendidos entre 0 y 1, siendo más pequeño cuanto mayor sea la acumulación de ecos. El índice B se definió como el porcentaje de notas interceptadas por cada transecta (tomando como referencia el total de notas del estímulo). En este caso, valores bajos del índice indicará la ausencia de notas para una dada frecuencia, debido a la atenuación de la frecuencia correspondiente. Hay que hacer la salvedad de que en el caso particular de los temas, el índice B de los estímulos normales pueden ser inferiores al 100% debido a las marcadas diferencias de frecuencias que existen entre las notas de esa porción del canto. A continuación se presentan los valores de degradación obtenidos para cada uno de los estímulos empleados:



## CANTO COMPLETO NORMAL

<i>Frecuencia</i>	<b>Tema</b>		<b>Trino</b>	
	<i>Indice A</i>	<i>Indice B</i>	<i>Indice A</i>	<i>Indice B</i>
4 kHz	0.661	100.00	0.153	100.00
5 kHz	0.794	66.67	0.853	100.00
6 kHz	0.867	33.33	0.908	100.00

## CANTO COMPLETO DEGRADADO

<i>Frecuencia</i>	<b>Tema</b>		<b>Trino</b>	
	<i>Indice A</i>	<i>Indice B</i>	<i>Indice A</i>	<i>Indice B</i>
4 kHz	0.406	66.67	0.000	100.00
5 kHz	0.333	66.67	0.000	100.00
6 kHz	1.000	0.00	1.000	0.00

## TEMA NORMAL

<i>Frecuencia</i>	<i>Indice A</i>	<i>Indice B</i>
4 kHz	0.664	100.00
5 kHz	0.694	100.00
6 kHz	—	33.33

## TEMA DEGRADADO

<i>Frecuencia</i>	<i>Indice A</i>	<i>Indice B</i>
4 kHz	0.299	66.67
5 kHz	0.385	66.67
6 kHz	1.000	0.00

## TRINO NORMAL

<i>Frecuencia</i>	<i>Indice A</i>	<i>Indice B</i>
4 kHz	0.109	100.00
5 kHz	0.810	100.00
6 kHz	0.857	100.00

## TRINO DEGRADADO

<i>Frecuencia</i>	<i>Indice A</i>	<i>Indice B</i>
4 kHz	0.000	100.00
5 kHz	0.000	100.00
6 kHz	1.000	0.00