UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

Lidiando con el ruido urbano: evidencia de plasticidad en el canto de un ave suboscina, *Pyrocephalus rubinus.*

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGA

P R E S E N T A :

ESMERALDA QUIRÓS GUERRERO

DIRECTOR DE TESIS:
DR. ALEJANDRO ARIEL RÍOS CHELÉN
2011

Universidad Nacional Autónoma de México
UNAM
Biblioteca Central
Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

Hoja de Datos del Jurado

1. Datos del alumno
Quirós
Guerrero
Esmeralda
56 68 15 37
Universidad Nacional Autónoma de México
Facultad de Ciencias
Biología
406084246

2. Datos del tutor
Doctor
Alejandro Ariel
Ríos
Chelén

3. Datos del sinodal 1
Doctor
Adolfo Gerardo
Navarro
Sigüenza

4. Datos del sinodal 2
Doctora
María del Coro
Arizmendi
Arriaga

5. Datos del sinodal 3
Doctor
Constantino de Jesús
Macías
García

6. Datos del sinodal 4
Doctora
Alejandra
Valero
Méndez

7. Datos del trabajo escrito
Lidiando con el ruido urbano: evidencia de plasticidad en el canto de un ave suboscina, *Pyrocephalus rubinus.*
49 p
2011

AGRADECIMIENTOS

A mis padres, por el amor, apoyo, viajes, por el respeto y gusto por la cultura, la ciencia, la vida.
A José, por ser el mejor compañero para este viaje.
A Pau, que siempre que puede me brinda una sonrisa o me deja una buena risa.
A Pris, por nunca rendirse y dejar de soñar, por buscar y llevarme con ella.
A Vitza, por ser mi caisita.
A María Andrea, mi doctor corazón.
A Adrián, por siempre disfrutar y ser libre.
A Gerardo, por ser mi telescopio en la vida.
A Rodrigo, por el interés y cariño, por la sonrisa que llegó.
A Alejandro, por ser el asesor ideal y convertirse en un amigo.

ÍNDICE

Resumen y Abstract **1**

Introducción **3**

Objetivo **11**

Hipótesis y Predicciones **12**

Materiales y Método **13**

a. Sitio de estudio 13

b. Especie de estudio 13

c. Metodología 15

d. Análisis estadísticos 17

Resultados **18**

a. Comparaciones entre territorios 18

b. Comparaciones a nivel intra-individual 21

Discusión **26**

a. Disyuntivas en la comunicación intra e inter-sexual 26

b. Mecanismos de ajuste del canto…… …… …… …… 31

c. Impacto social del ajuste del canto 33

Conclusión **36**

Referencias **37**

RESUMEN

La comunicación acústica en las áreas urbanas se ha visto limitada por los crecientes niveles de ruido ambiental. Trabajos recientes con aves canoras muestran diversos efectos del ruido urbano en la transmisión del mensaje y en la detección y reconocimiento por los individuos involucrados en las redes de comunicación. Algunas adaptaciones para evitar o reducir el enmascaramiento involucran un cambio en el lugar o momento del canto o en los aspectos espectrales del mismo, ya sea en la amplitud o frecuencia. La mayoría de los trabajos realizados sobre el efecto del ruido urbano han sido con aves oscinas, razón por la cual en este estudio nos enfocamos en la población de un suboscino en la Ciudad de México, el cardenalito (*Pyrocephalus rubinus*). Determinamos que los individuos que habitan en territorios ruidosos presentan cantos con una frecuencia mínima más alta y con un mayor número de elementos que aquellos de territorios menos ruidosos, así mismo, determinamos que a mayor ruido presente en su territorio, los individuos modifican sus cantos presentando una mayor frecuencia y un mayor número de elementos. Esto parece indicar una respuesta a corto plazo, mas los mecanismos de ajuste en esta especie requieren ser estudiados.

Palabras clave: cardenalito, *Pyrocephalus rubinus*, ruido urbano, canto, enmascaramiento, ajuste.

ABSTRACT

Acoustic communication in urban areas has been limited by the growing levels of environmental noise. Recent work with singing birds show diverse effects of urban noise in the transmission of the message and in the detection and recognition by the individuals involved in the communication networks. Some adaptations to avoid or reduce the masking effects of noise involve shifts in the time or place of the singing activity or shifts in the spectral attributes of the song, such as

frequency or amplitude. Most of the work has been done on oscine birds, which is why in this study we focused on a population of a suboscine bird in Mexico city, the vermilion flycatcher (*Pyrocephalus rubinus).* We determined that individuals living on territories with more noise present songs with a higher minimum frequency and with more elements than those living on territories with lesser noise. Also, we determined that individuals modify their songs when there is a higher level of noise in their territories; they sing higher pitched and longer songs. This seems to indicate a short term response, but the mechanisms of song adjustment in this species need to be studied.

Key words: vermilion flycatcher, *Pyrocephalus rubinus*, urban noise, birdsong, masking, adjustment.

INTRODUCCIÓN

El canto de las aves paseriformes es el componente que ha sido más estudiado en el área de comunicación animal, y cuyas señales son usualmente procesadas por múltiples receptores (McGregor 2005). Esta red de comunicación les permite a las hembras y machos evaluar múltiples individuos simultáneamente para elección de pareja, cópulas extra-pareja y posibles rivales. Las dos principales funciones del canto de las aves en los machos son la atracción de pareja y la defensa del territorio contra otros machos (Catchpole & Slater 2008). La variación intra- o inter-individual en la expresión de señales acústicas, dependerá consecuentemente del emisor, ya sea de su calidad fenotípica o genética (Rowe & Houle 1996; Gil & Gahr 2002). Así, tanto los rasgos relacionados con el desempeño (e.g. tiempo dedicado al canto, tasa de canto, amplitud y longitud de la señal), como los relacionados con la estructura del canto (e.g. ciertas frecuencias, uso particular de elementos) han resultado ser características bajo selección sexual (Gil & Gahr 2002; Catchpole & Slater 2008).

El ambiente en el que los animales viven, se comunican y reproducen puede tener un gran impacto en su fenotipo (Monaghan 2008). La comunicación acústica está limitada considerablemente por factores ambientales, tales como la estructura del hábitat y el microclima; las superficies que la vegetación presenta, la abundancia del follaje, la turbulencia atmosférica, el viento y temperatura, todo esto afecta la transmisión del sonido y puede llevar a una impedancia, atenuación o dispersión de las señales acústicas (Wiley & Richards 1982). Adicionalmente, el nivel de ruido que enmascara las señales acústicas juega un papel muy importante en la transmisión del canto pues la detección y reconocimiento de las señales depende substancialmente de la razón de la señal respecto al ruido y del espacio activo de la señal, el cual es la distancia a través de la cual una señal puede ser percibida por un receptor en un ambiente dado (Marten & Marber 1997; Lohr et al. 2003). El crecimiento en las industrias y redes de transporte, la extracción de recursos y el desarrollo urbano

son responsables de la exposición crónica al ruido en gran parte de las áreas terrestres. Los sonidos antropogénicos difieren sustancialmente en frecuencia y amplitud de aquellos encontrados en ambientes naturales (Slabbekoorn & Ripmeester 2008). El incremento de los niveles de ruido reduce el espacio activo de una señal (Barber et al. 2009), llegando incluso a enmascarar las mismas, lo que promueve adaptaciones de los emisores en la estructura de sus cantos para evitar o reducir este enmascaramiento (Brumm & Todt 2002; Rheindt 2003; Brumm 2004; Brumm & Slabbekoorn 2005; Fernández-Juricic et al. 2005; Slabbekoorn & Boer-Visser 2006). Ya que los cantos se utilizan en la defensa de territorio y atracción de pareja (Catchpole & Slater 2008), una reducción en la eficiencia de la comunicación acústica debido al ruido, puede tener consecuencias en la evolución de las señales así como reducir la abundancia y diversidad de especies (Slabbekoorn et al. 2007); por ejemplo, la perturbación ocasionada por ruido antropogénico ha sido asociada a un declive tanto en el número de especies e individuos (Reijnen et al. 1997; Forman et al. 2002; Weiserbs & Jacob 2002) como a un declive en éxito reproductivo (Halfwerk et al. 2011). Sin embargo, no todas las especies se ven afectadas en el mismo grado, incluso algunas no parecen ser vulnerables a la perturbación por ruido ocasionado por tráfico (Rheindt 2003; Fernández-Juricic et al. 2005). Esto probablemente tiene que ver, en mayor o menor medida, con la capacidad que diferentes especies tienen para modificar sus cantos de acuerdo al nivel de ruido presente.

Algunas de las adaptaciones que los animales presentan para anular o disminuir el enmascaramiento de sus señales acústicas por ruido implican cambiar el lugar y tiempo de la señalización (e.g. Lengagne & Slater 2002; Fuller et al. 2009) y modular la frecuencia (e.g. Slabbekoorn & Peet 2003; Wood & Yezerinac 2003; Bermúdez-Cuamatzin et al. 2010), redundancia (Brumm & Slater 2006) y amplitud de las vocalizaciones (e.g. Brumm 2004). Esta última es un ajuste a corto plazo conocido como efecto Lombard, en el cual un emisor incrementa la amplitud de sus vocalizaciones en respuesta a un incremento en la amplitud del ruido ambiental (Brumm & Todt

2002). Las respuestas a corto plazo no requieren aprendizaje, aunque el uso de este mecanismo de ajuste estará limitado por la habilidad del individuo para detectar el enmascaramiento y para realizar los cambios subsecuentes a sus vocalizaciones.

Por otra parte, si las vocalizaciones incluyen frecuencias iguales a las del ruido ambiental, el efecto de enmascaramiento por el ruido puede conducir a cambios evolutivos en la estructura de la señal de las vocalizaciones, teniendo como resultado un cambio de las distribuciones espectrales de energía en las vocalizaciones a frecuencias que no son o son menos afectadas por el ruido (Brumm 2004). El ruido ambiental, ya sea producido naturalmente (cascadas, viento, etc.) o antropogénicamente (tráfico automovilístico, industrias, aviones, etc.), está comúnmente compuesto por frecuencias bajas (i.e. graves), con su energía disminuyendo hacia las frecuencias altas (Brumm & Slabbekoorn 2005); por ende, un posible efecto del ruido antropogénico es un incremento en la frecuencia (i.e. hacia frecuencias agudas) de los cantos, lo que puede reducir o evitar el enmascaramiento (Rheindt 2003; Slabbekoorn & Peet 2003; Slabbekoorn & Boer-Visser 2006; Wood & Yezerinac 2006). En el estudio de Slabbekoorn y Boer-Visser (2006) se encontró que las poblaciones urbanas de carbonero común, *Parus major*, cantan con una frecuencia mínima promedio significativamente más alta (e.g. cantos más agudos) que las poblaciones de los bosques. Los cantos entre las aves urbanas y las del bosque no sólo difieren en atributos de la frecuencia sino que también muestran divergencia temporal, ya que los cantos de las aves urbanas presentaban una duración más corta e intervalos entre cantos más cortos. Así mismo, Fernández-Juricic et al. (2005) estudiaron el papel de la estructura del hábitat y el grado de perturbación antropogénica en el canto de machos de pinzones domésticos (*Carpodacus mexicanus*). Encontraron que en áreas con niveles altos de ruido ambiental los machos también cantan cantos más agudos que en zonas más silenciosas, pero el rango de frecuencias permanece similar; también, encontraron un cambio en la estructura temporal, donde el número de notas por canto decrecía con el incremento de ruido

ambiental. Esto resultó sorpresivo pues los cantos con mayor número de notas tienen mayor probabilidad de ser detectados y las hembras prefieren machos con cantos más largos. La interpretación que dieron los autores es que la disminución de notas podría explicarse como un compromiso entre la amplitud del canto y el número de notas por canto para optimizar el gasto de energía (Fernández-Juricic et al. 2005). Posteriormente, Bermúdez-Cuamatzin et al. (2009), estudiando la misma especie, encontraron que el patrón de canto diferencial entre territorios ruidosos y no ruidosos es un resultado de cantar los mismos tipos de sílabas pero con mayor frecuencia mínima en territorios ruidosos; así mismo, demostraron que los individuos son capaces de ajustar instantáneamente la frecuencia mínima de sus cantos para lidiar con los cambios ambientales en los niveles de ruido (Bermúdez-Cuamatzin et al. 2009, 2011). Este patrón de emitir cantos más agudos en zonas ruidosas también ha sido encontrado en varias otras especies de aves oscinas (Slabbekoorn & Peet 2003, Wood & Yezerinac 2006, Hu & Cardoso 2009, Nemeth & Brumm 2009, Gross et al 2010). Así, Slabbekoorn y Boer-Visser (2006) sugieren que el mecanismo de ajuste de los cantos puede ser por, al menos, tres formas potenciales: (1) los tipos de cantos pueden sufrir un cambio espectral para todo o sólo las notas bajas; (2) los tipos de cantos pueden modificarse por deleción de las notas bajas; y (3) los tipos de cantos no son modificados, la selección actúa en el tipo de canto como una unidad. En el carbonero común, parece que la selección natural por ruido ambiental afecta qué subconjunto del total de los tipos de cantos se utilizará en un hábitat particular ya que los individuos cantaron más aquellos tipos de cantos con frecuencias cuya probabilidad de evitar el enmascaramiento es mayor (Slabbekoorn & Boer-Visser 2006); en el pinzón doméstico (Fernández-Juricic et al. 2005) y en el gorrión cantor (Wood & Yezerinac 2006) parece que los machos aumentan la frecuencia mínima de su canto pero el rango de frecuencia se mantiene igual, por lo que el cambio espectral del canto se da sólo en las notas bajas.

La adaptación local de las señales acústicas puede emerger a través de escalas de tiempo evolutivas u ontogenéticas (Slabbekoorn & Smith 2002; Patricelli & Blickley 2006); por ende, la variación fenotípica puede reflejar la evolución de la variación genotípica así como reflejar una respuesta plástica a las condiciones ambientales actuales o recientes (Slabbekoorn & Boer-Visser 2006). Las aves canoras que aprenden a cantar lo hacen en estadios juveniles, antes de llegar a la madurez o entrando en ella, e incluso algunas durante toda su vida (Brenowitz & Beecher 2005). En algunos casos los individuos escuchan e imitan cantos de sus padres, en otros de sus vecinos, y mediante un sistema de retroalimentación llegan a la adquisición del repertorio de cantos que emitirán en la etapa adulta. Un patrón observado es que las especies al inicio presentan un "templado" innato y crudo, es a través de la exposición a los cantos de los tutores conforme ese "templado" de vocalizaciones simples va adquiriendo una estructura y complejidad hasta ser una versión "cristalizada" (estereotipada) del modelo memorizado (Nordeen & Nordeen 2004; Konishi 2004). En otras especies, este "templado" va siendo modificado por improvisación o por copiado de cualquier otro canto, aun de diferentes especies. En la mayoría de los casos, el aprendizaje del canto está caracterizado por períodos de gran sensibilidad y es controlado por discretos, pero bien definidos, procesos neurológicos (Brenowitz & Beecher, 2005). El ruido ambiental puede afectar la forma en la que las interacciones sociales influyen en la composición del repertorio a través de un copiado selectivo o un reforzamiento selectivo: los tipos de cantos de vecinos que no se escuchen bien pueden no ser copiados, y aquellos tipos de cantos producidos pero que raramente provocan una respuesta en los vecinos, debido al enmascaramiento del ruido urbano, pueden no ser cantados tan frecuentemente (Slabbekoorn & Boer-Visser 2006). Adicionalmente, las condiciones de ruido pueden también influir en la elección de los tipos de canto que el individuo emita, un mecanismo de retroalimentación auditiva no social donde el mismo individuo evalúa qué tanto se escucha su canto en comparación con el ruido ambiental (Slabbekoorn & Smith 2002).

La mayoría de los trabajos hechos hasta ahora en paseriformes sobre el efecto del ruido urbano en los cantos han sido en aves oscinas (e.g. Brumm 2004; Fernández-Juricic et al. 2005; Wood & Yezerinac 2006; Hu & Cardoso 2010).Este grupo de aves se caracteriza por una siringe bien desarrollada y por la presencia de vocalizaciones complejas, generalmente adquiridas por medio del aprendizaje. El otro grupo de paseriformes, los suboscinos, presentan un órgano vocal menos complejo y, al parecer, sus cantos no son aprendidos sino que están más determinados por un proceso endógeno (Kroodsma 1984; Raikow & Bledsoe 2000; pero ver Kroodsma 2004 para un caso de suboscino que sí puede aprender vocalizaciones), y pueden desarrollar los cantos típicos de su especie aún cuando crecen en aislamiento. Varias especies de oscinos presentan grandes repertorios de cantos y el aprender a cantar ha sido asociado a la gran diversidad y plasticidad vocal en este grupo (Goller & Suthers 1996; Catchpole & Slatter 2008). Ya que los suboscinos, en general, no parecen aprender a cantar (Kroodsma 1982, 1984) esto arroja dudas sobre la capacidad que estos puedan tener para modular sus cantos en respuesta al ruido ambiental. Hasta el momento existe un sólo trabajo donde se ha evaluado la plasticidad vocal en relación al ruido ambiental en suboscinos (Francis et al. 2011). Este trabajo mostró un ajuste de la frecuencia del canto al ruido en una especie de la familia Tyrannidae (papamoscas cenizo, *Myiarchus cinerascens*) pero no en otra (mosquero gris, *Empidonax wrightii*). Más trabajos son necesarios para tener una idea más clara de si los suboscinos tienen una capacidad para modular aspectos temporales y de frecuencia en sus cantos de acuerdo a diferentes niveles de ruido ambiental presente, y si ésta es equivalente a la de los oscinos.

Nuestra especie de estudio, el cardenalito (*Pyrocephalus rubinus*), es un suboscino que también pertenece a la familia Tyrannidae. Aunque algunas especies de esta familia sólo presentan un tipo de canto (Kroodsma 1984), otras pueden llegar a presentar diferentes variantes de un mismo canto o incluso diferentes tipos de cantos (Kroodsma 1984; Kroodsma & Konishi 1991; Smith &

Smith 1992) y existen algunas especies que probablemente utilizan cambios sutiles en aspectos temporales o de frecuencia para comunicarse según diversas situaciones o interacciones (Lovel & Lein 2003). Así mismo, en esta familia se ha evidenciado que hay variación intra-específica en la producción del canto. Los cardenalitos macho son muy territoriales y durante sus interacciones intra-sexuales emiten un tipo de canto conocido como Vocalización Regularmente Repetida (RRV por sus siglas en inglés) (Smith 1967). El canto del cardenalito consta de dos partes: la primera compuesta por varios elementos introductorios y la segunda integrada por cuatro elementos: dos medios, uno de alta frecuencia (llega a la frecuencia máxima del canto) y el elemento terminal, que presenta la mayor longitud (Ríos Chelén et al. 2005). Aún cuando todos los cardenalitos macho emiten un solo tipo de canto, existe variación sustancial en la producción del mismo, tanto entre machos como a nivel individual. Los resultados de Ríos Chelén et al. (2005) muestran que los cardenalitos utilizan la tasa de canto y la duración del canto como una manera de lograr variación vocal. El número de elementos introductorios es el atributo de canto que presenta un mayor coeficiente de variación inter-individual. Además, se ha mostrado el aumento de elementos introductorios en el canto de los machos conforme las hembras avanzan en la temporada fértil. Por otro lado, atributos relacionados con la frecuencia de distintas partes del canto presentan los coeficientes de variación inter-individual más bajos y valores de repetibilidad intra-individual relativamente altos (Ríos Chelén et al. 2005), sugiriendo que su expresión podría depender de una plasticidad individual relativamente baja. Estos resultados, aunados al hecho de que el cardenalito es un suboscino, arrojan dudas sobre la capacidad de la especie para aumentar la frecuencia de sus cantos en ambientes ruidosos. Es por esto, que este estudio se enfocó, por un lado, en comparar los cantos de individuos en territorios con diferentes niveles de ruido urbano para ver qué atributos son aquellos que presentan mayor variación según el nivel de ruido presente en cada territorio, y por otro lado, en hacer una

comparación a nivel intra-individual para evaluar si los individuos modifican sus cantos como respuesta a fluctuaciones en el ruido ambiental presente.

OBJETIVO

Objetivo

Determinar si existe alguna asociación entre el nivel de ruido ambiental y la estructura temporal y espectral del canto del cardenalito en territorios con diferentes niveles de ruido presente.

HIPÓTESIS Y PREDICCIONES

Hipótesis

El cardenalito puede ajustar los atributos de frecuencia según el nivel de ruido ambiental.

Predicciones

Esperamos encontrar una correlación positiva entre el nivel de ruido ambiental y la frecuencia mínima del canto del cardenalito. También se espera encontrar diferencias en los atributos de frecuencia cuando se compare a un individuo consigo mismo en diferentes condiciones de ruido.

MATERIALES Y MÉTODOS

Sitio de estudio

Las observaciones se llevaron a cabo en Ciudad Universitaria (UNAM), en el Centro Nacional de las Artes y en el Bosque de Chapultepec, 3ª sección, México D.F. La primera colinda con la Reserva del Pedregal de San Ángel y se localiza al sur de la ciudad (19° 20' 01" N, 99° 11' 54" O, a 2268 msnm) en la delegación Coyoacán. El Centro Nacional de las Artes (CENART) se ubica entre dos grandes vialidades, Río Churubusco y Calzada de Tlalpan, delegación Coyoacán (19°26'8.3"N, 99°8'28.6"O). El Bosque de Chapultepec es un bosque urbano localizado en el norponiente de la ciudad, delegación Miguel Hidalgo; la Tercera sección del bosque de Chapultepec se u**bica al poniente de la Segunda sección (19º24'32.4'' N, 99º12'38.3''O, a 2310 msnm)**, posee una superficie total de 243.90 hectáreas, de las cuales 53.5 corresponden a áreas verdes, y es la zona menos conocida y visitada del Bosque de Chapultepec. Aunque Ciudad Universitaria y el Centro Nacional de las Artes son zonas urbanizadas, las áreas de muestreo son parches de vegetación mixta. En Ciudad Universitaria y el Bosque de Chapultepec se presenta una gran diversidad de árboles como: ahuehuetes, arces, acacias, álamos, cedros, cipreses, encinos, eucaliptos, pinos, tepozanes, etc. Además, también se encuentran pastos y arbustos. Aún si en el CENART la abundancia de especies es menor, éstas coinciden en su mayoría con aquellas de las dos zonas previas.

Especie de estudio

El cardenalito, *Pyrocephalus rubinus,* es un ave suboscina que se distribuye desde el sur de Estados Unidos hasta el norte de Chile y Argentina, incluso en las Islas Galápagos (Wolf & Jones

2000). Pertenece a la familia Tyrannidae y a la subfamilia de los papamoscas del norte y centro de América: Fluvicolinae.

Presenta dimorfismo sexual: el macho es de muy vistoso color; en la cabeza se destaca un copete rojo fuego, que también cubre el resto del cuello, el pecho y la zona ventral. Una banda gris oscuro y pardusca, que nace en el pico, le cubre el ojo y el oído. Ese mismo tono oscuro se repite en el cuello, las alas y la cola. Por otro lado, la coloración de la hembra es opaca, gris ceniciento y por lo tanto es menos vistosa que el macho. El vientre y los flancos varían en tonos que van del blancuzco amarillento hasta tonos ligeramente rosados o color salmón (Wolf & Jones 2000).

Este papamoscas forrajea desde una percha expuesta y caza una variedad aérea y terrestre de artrópodos incluyendo mariposas, saltamontes, escarabajos, termitas y arañas. Habita tanto zonas áridas como matorrales secos, sabanas y desiertos hasta bosques claros y ribereños y tierras de cultivo, usualmente cerca de cuerpos de agua (Wolf & Jones 2000).

Es un ave muy territorial y socialmente monógama; las parejas son estables durante todo el ciclo reproductivo, al inicio de la temporada, los machos delimitan su territorio mediante interacciones durante el coro del amanecer con cantos y durante el día con persecuciones, vocalizaciones y vuelos (Carothers 1974). Conforme la temporada reproductiva avanza, los machos aumentan la tasa de canto y la longitud del mismo, que incrementa en función del número de elementos introductorios (Ríos-Chelén et al. 2005). Además, realizan despliegues en vuelo como una proclamación territorial (Smith 1970) acompañados de vocalizaciones, las cuales se consideran cercanamente relacionadas a su canto de percha (Vocalización Regularmente Repetida) (Smith 1967, 1970, Rios y Macias 2004).La formación del nido inicia después de la formación de pareja (mediados de marzo y principios de abril) (Taylor & Hanson 1970; Carothers 1974). El canto en esta

especie está presente desde enero hasta principios de agosto, con una mayor actividad vocal en los meses de marzo a julio (Ríos-Chelén et al. 2005).

Esta especie permanece poco tiempo en tierra, sólo baja de las ramas para alimentarse; de hecho, se cree que el macho pasa 90% del día perchando (Wolf & Jones 2000). Los desplazamientos que realiza son mediante vuelos transitorios, que pueden ir de percha al suelo, regresando a la misma percha o de una percha al suelo regresando a una percha cercana. El cardenalito también ejecuta vuelos agonísticos que desarrolla cuando existen disputas territoriales (Wolf & Jones 2000).

Metodología

Se eligieron 29 machos de acuerdo a la facilidad para grabar sus cantos y a la evidencia de que su territorio se encontrara en las tres zonas descritas: Ciudad Universitaria (23 individuos), Centro Nacional de las Artes (2 individuos) y el Bosque de Chapultepec (4 individuos). Los individuos no fueron anillados pero fueron identificados por la localización de su territorio, asignándoles un nombre representativo del lugar. Los territorios fueron mapeados previamente por observaciones anteriores donde se anotaban sus lugares de percheo y se observaban sus actividades e interacciones entre vecinos y con su pareja. Esto es un método adecuado debido a que los individuos poseen territorios bien definidos y constantemente usan las mismas perchas para interactuar con vecinos. En otra población, varios individuos fueron recapturados con redes de niebla cerca de las mismas perchas de canto en diferentes días y aún en diferentes años (Rios-Chelén, observación personal). Así mismo, se contabilizaron los cardenalitos vecinos, la fecha del registro y la hora de inicio y fin de las grabaciones. El registro se realizó de las 05:30 a 07:00 hrs, período que comprende el coro del pre-amanecer y el coro del amanecer, momentos de mayor actividad vocal

(Catchpole & Slater 2008). Cada día se trabajó con un individuo distinto. Durante este periodo se grabó el canto en una grabadora Marantz PMD660 con un micrófono Sennheiser ME66 mantenido a una distancia de 5 a 10 metros del ave. Se grabó una secuencia de cantos (aproximadamente 5-15 cantos), después de la cual se midió el ruido ambiental seis veces durante un minuto con un medidor digital de nivel de sonido (Modelo SEW 2310 SL, rango 30-130 dB, A-weight, slow response) apuntándolo hacia el cielo. De ahora en adelante, a esta secuencia de cantos grabados más el registro de ruido se le llamará bloque. Por cada individuo, se registraron tantos bloques como fuera posible, desde que el individuo comenzó su actividad vocal hasta que dejó de cantar y empezó a forrajear. Así, el primer bloque fue grabado aproximadamente a las 5:30 hrs y el último alrededor de las 7:00 hrs. Cabe mencionar que los días de registro y grabación fueron sólo en días laborales, es decir, no en fines de semana, días festivos o vacaciones, evitando así la introducción de más variables a los niveles de ruido presente en los territorios.

De cada bloque, se seleccionaron los cantos más claros y con mayor definición para realizar los análisis. Por medio del programa Raven Pro 1.3 (Cornell Lab of Ornithology) se calcularon los espectrogramas (Window: Hann, DFT size: 512), mismos que se usaron para medir los siguientes atributos: frecuencia mínima y máxima del canto, rango de frecuencia, frecuencia pico, duración del canto y número de elementos.

Para seleccionar las variables de respuesta a analizar se determinó la correlación entre todos los atributos previamente mencionados. Las variables correlacionadas fueron: duración del canto y número de elementos ($r = 0.831$), número de elementos y frecuencia mínima ($r = 504$); frecuencia mínima y frecuencia máxima ($r = 0.642$), frecuencia máxima y frecuencia pico ($r = 0.712$) (Correlación de Pearson, $P < 0.005$ y $n = 29$ para todas). En análisis posteriores sólo se utilizaron las variables de número de elementos e intervalo de frecuencia por no estar intercorrelacionadas, y las variables de frecuencia mínima y frecuencia máxima por ser el objetivo de este estudio.

Análisis Estadísticos

Se usaron pruebas paramétricas cuando los datos presentaron distribución normal, determinado por la prueba Shapiro-Wilks (SPSS); de lo contrario, se usaron pruebas no paramétricas. Para analizar la relación entre el nivel de ruido en los territorios y los diferentes atributos medidos del canto se utilizó la correlación de Pearson. Para analizar la plasticidad individual se realizó una prueba de t para muestras pareadas.

Para evaluar la correlación de ruido vs. atributos del canto entre territorios los datos se analizaron calculando el promedio entre tres bloques: el primer y último bloque, y un bloque al azar. Esto se hizo así pues representa una forma no tendenciosa de comparar los datos y, al mismo tiempo, al incluir el primer y último bloque, más uno intermedio al azar, se espera tener una muestra representativa de los cantos y de los niveles de ruido de cada mañana. Para los análisis de observaciones pareadas se compararon los bloques extremos, es decir, el bloque con menor ruido presente y el bloque con mayor ruido presente registrados. Dado que esta comparación es entre bloques extremos, la posibilidad de encontrar diferencias vocales plásticas en un mismo individuo aumenta, objetivo de este análisis.

RESULTADOS

En la Tabla 1 se muestra la estadística descriptiva de los atributos del canto de los 29 individuos registrados y del ruido presente en los territorios.

Variable	Promedio ± Desviación estándar	Intervalo
Ruido	53 ± 6.4 dB	40 - 80 dB
Frecuencia mínima	2191 ± 220 Hz	1632 - 2739 Hz
Frecuencia máxima	6388 ± 235 Hz	5767 - 7058 Hz
Intervalo de frecuencia	4205 ± 292 Hz	3612 - 4757 Hz
Frecuencia pico	4782 ± 266 Hz	3824 – 5426 Hz
Número de elementos	9.28 ± 0.92	7 - 16
Duración	0.86 ± 0.19 s	0.58 – 1.23 s

Tabla 1. Estadística descriptiva del canto y ruido ambiental.

Comparaciones entre territorios

El nivel de ruido promedio varió significativamente entre territorios (ANOVA, $F= 4.966$, $P < 0.001$; Fig. 1). Los individuos en territorios con un nivel de ruido promedio más alto produjeron cantos con una frecuencia mínima mayor ($n = 29$ para todos los resultados) ($r = 0.401$, $P = 0.031$; Figs. 2 y 4) y con un número de elementos mayor ($r = -0.426$, $P = 0.021$; Figs. 3 y 4). No hubo una relación significativa entre el nivel de ruido y los demás atributos.

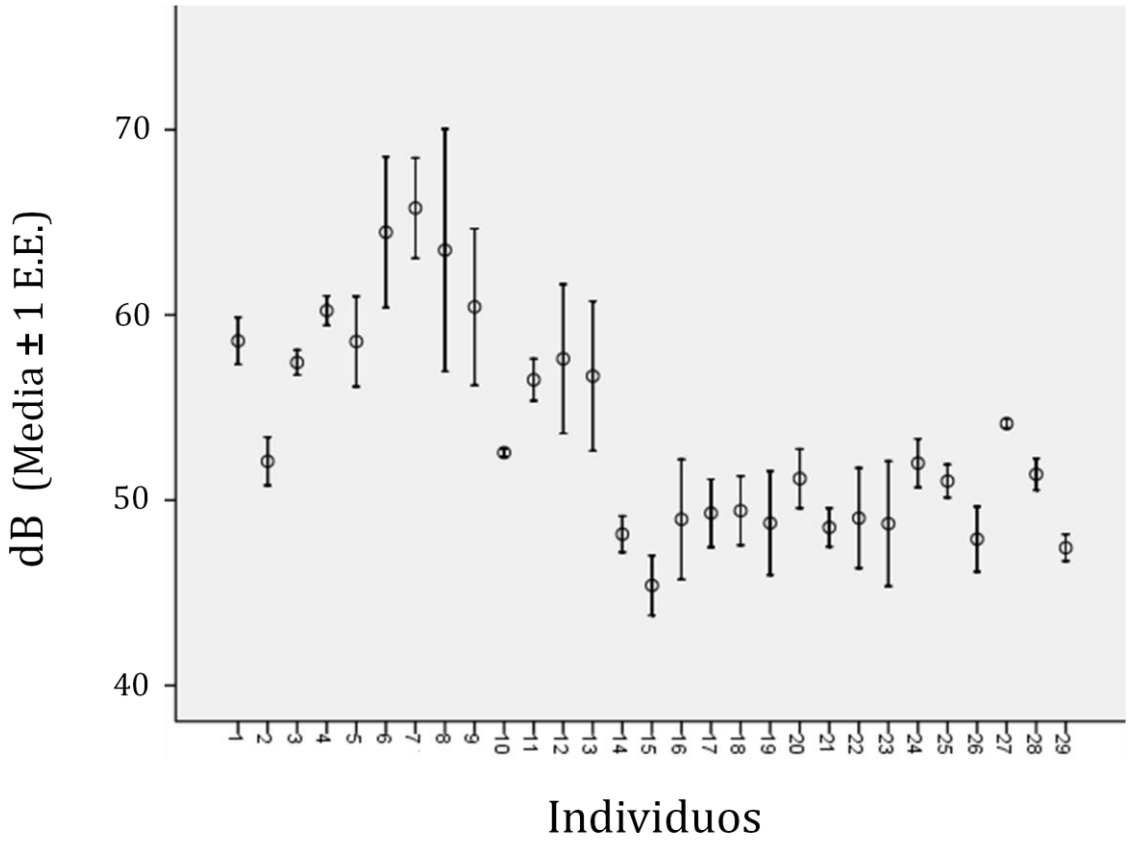

Figura 1. Los 29 individuos registrados experimentan niveles muy variables de ruido antropogénico ($F_{(1,27)}$= 4.966, P < 0.001).

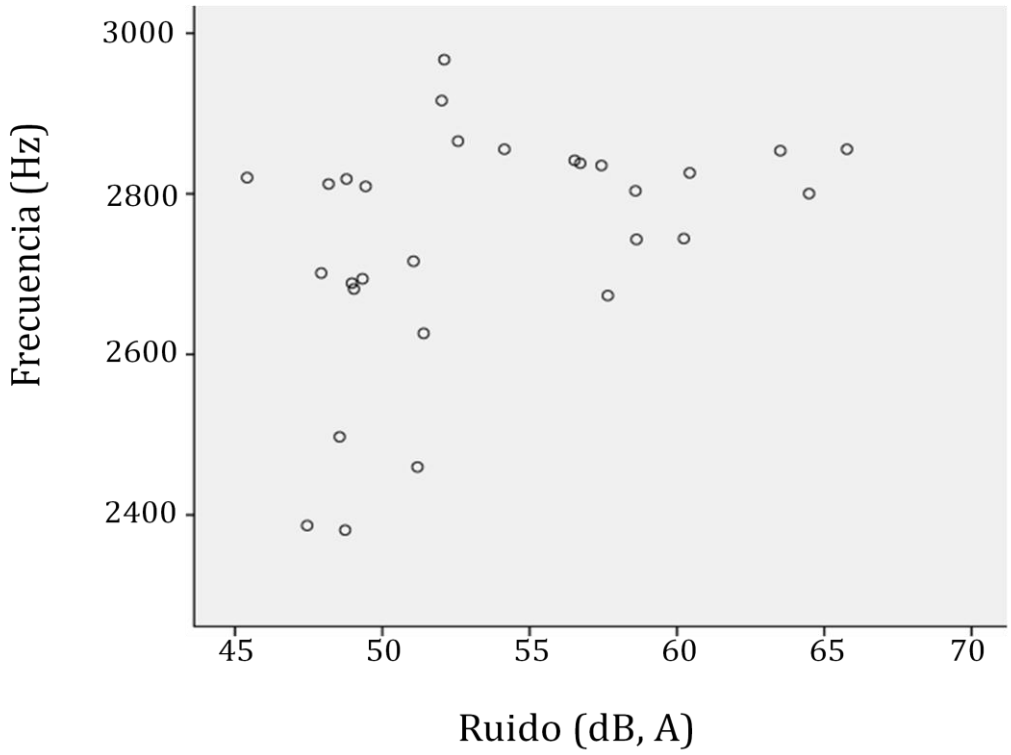

Figura 2. La variación en la frecuencia mínima de los cantos se puede explicar como una función del nivel de ruido en los territorios (r = 0.401, g.l.= 27, P = 0.031).

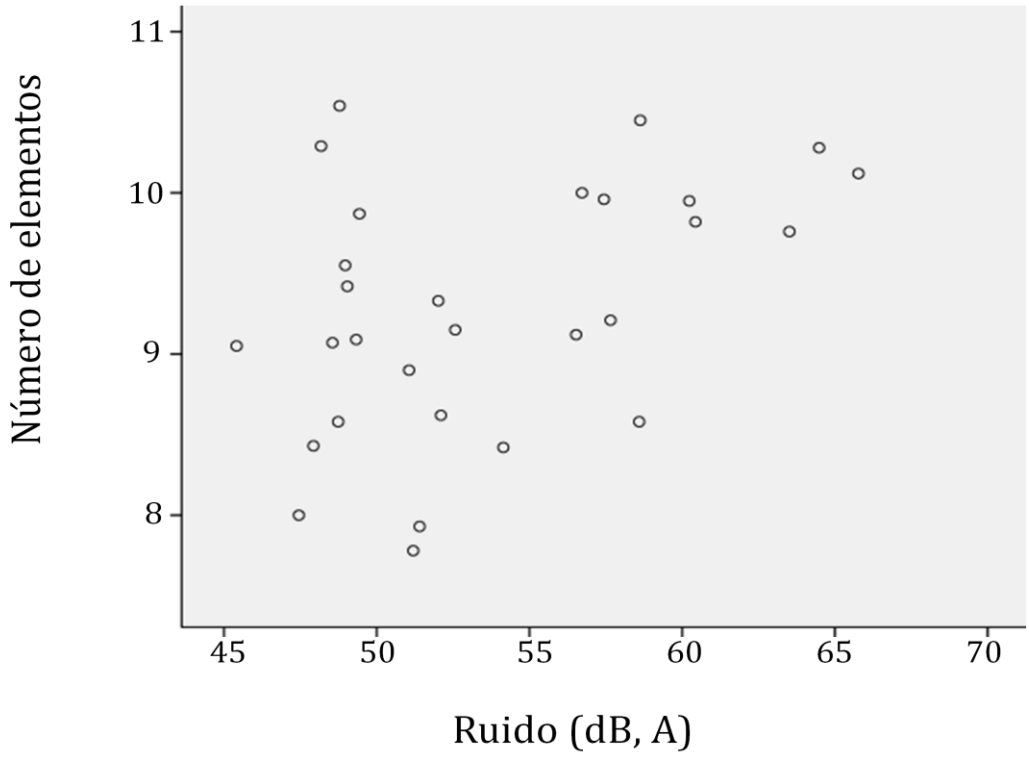

Figura 3. El nivel de ruido en los territorios también se correlaciona con el número de elementos en el canto (r = -0.426, g.l.= 27, P = 0.021).

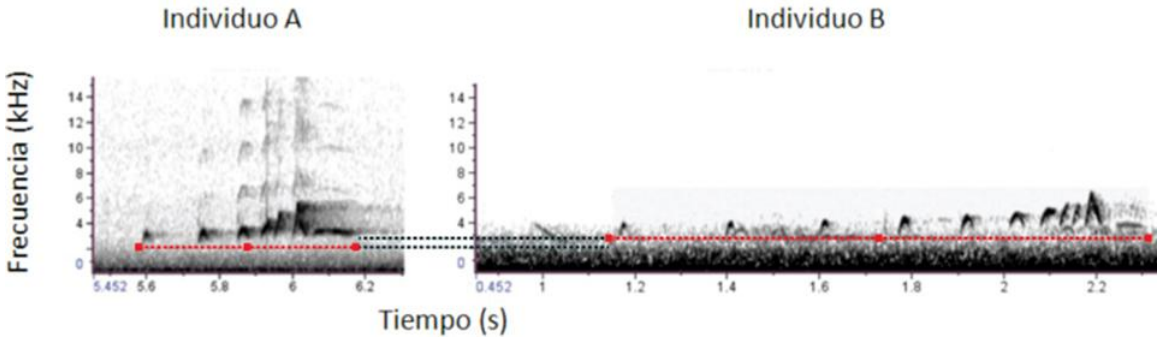

Figura 4. Comparación entre dos individuos de territorios diferentes. El individuo A se encontró en un territorio con un nivel de ruido ambiental promedio de 42.85 dB (A) y el bloque del cual se obtuvo su canto presentó un promedio de 42 dB (A). El individuo B se encontró en un territorio con un nivel de ruido promedio de 65.75 dB (A) y el bloque del cual se obtuvo su canto presentó un promedio de 71.7 dB (A). El individuo A presentó en promedio una frecuencia mínima de 2381 Hz y 8 elementos en su canto. El individuo B presentó en promedio una frecuencia mínima de 2800 Hz y 11 elementos en su canto. La línea punteada representa la frecuencia mínima registrada en los cantos.

Comparaciones a nivel intra-individual

Encontramos diferencias significativas en el nivel de ruido entre los bloques extremos (t, g.l. = 28, t = -8.565, P < 0.001; Fig. 5). Los individuos emitieron cantos con una frecuencia mínima mayor (t = -7.719, g.l.= 28 para todos los resultados, P = 0.0001; Fig. 6), una frecuencia máxima mayor (t pareada, t = -3.654, P = 0.001; Figs. 7 y 9), un intervalo de frecuencia menor (t = 2.711, P = 0.011) y con un mayor número de elementos (t = -3.208, P = 0.003; Figs. 8 y 9) durante el bloque de mayor

ruido que durante el de menor ruido. No hubo diferencias significativas entre ambos bloques para el resto de las variables.

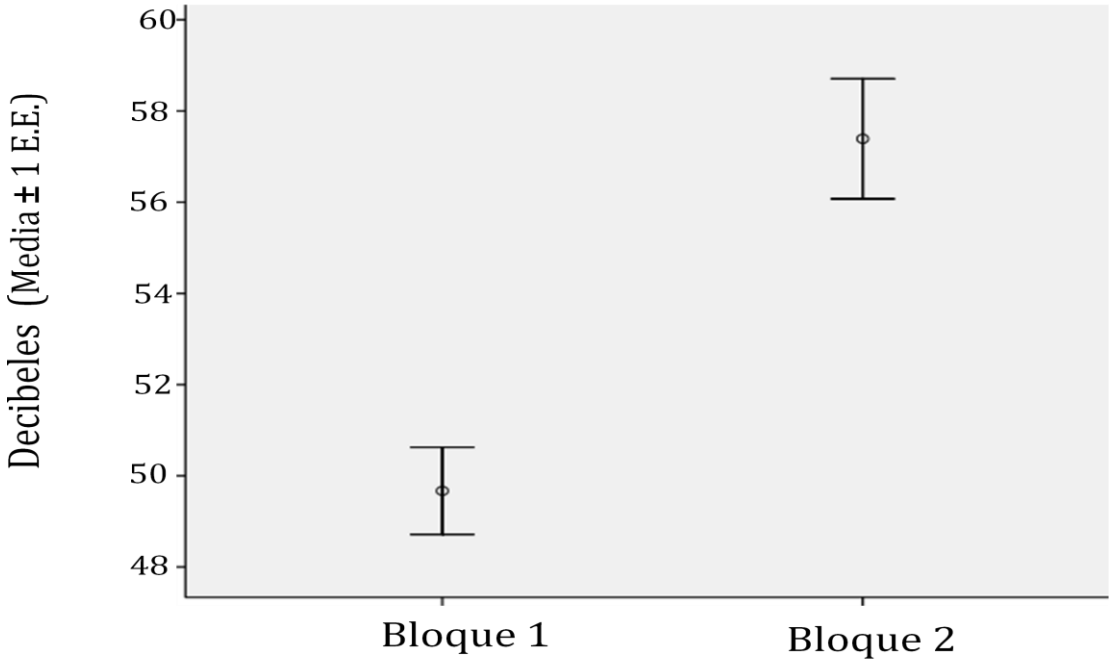

Figura 5. Los niveles de ruido entre los bloques extremos fueron significativamente diferentes (t = -8.565, g.l.= 28; P < 0.001).

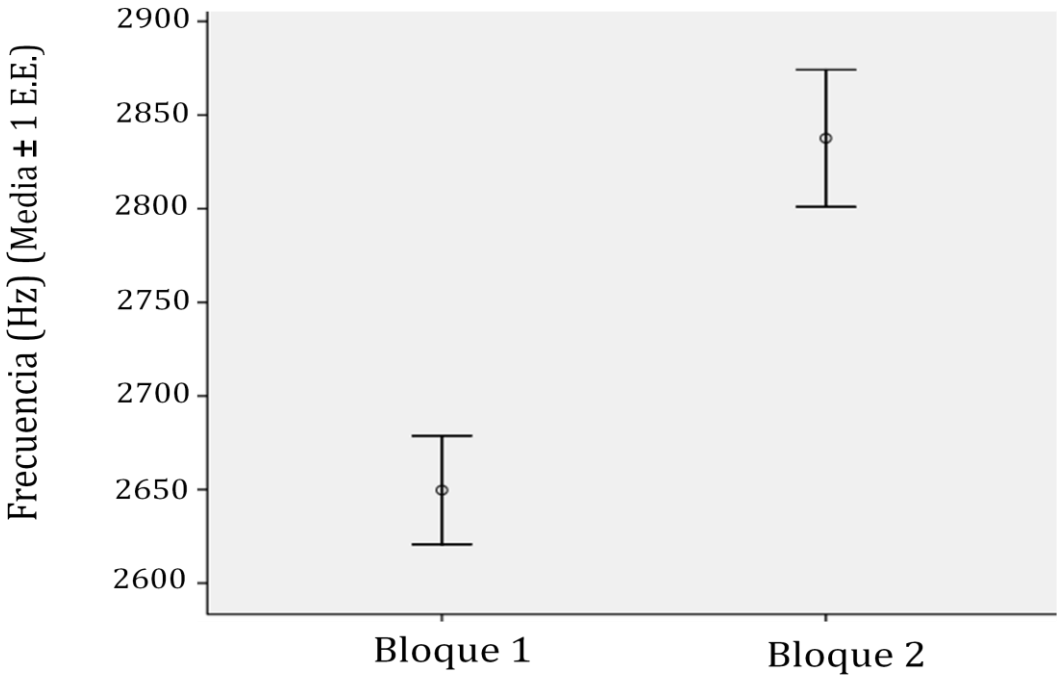

Figura 6. Los cantos emitidos durante el bloque menos ruidoso incluían frecuencias mínimas menores que aquellos emitidos durante el bloque más ruidoso (t = -7.719; g.l.=28; P = 0.0001).

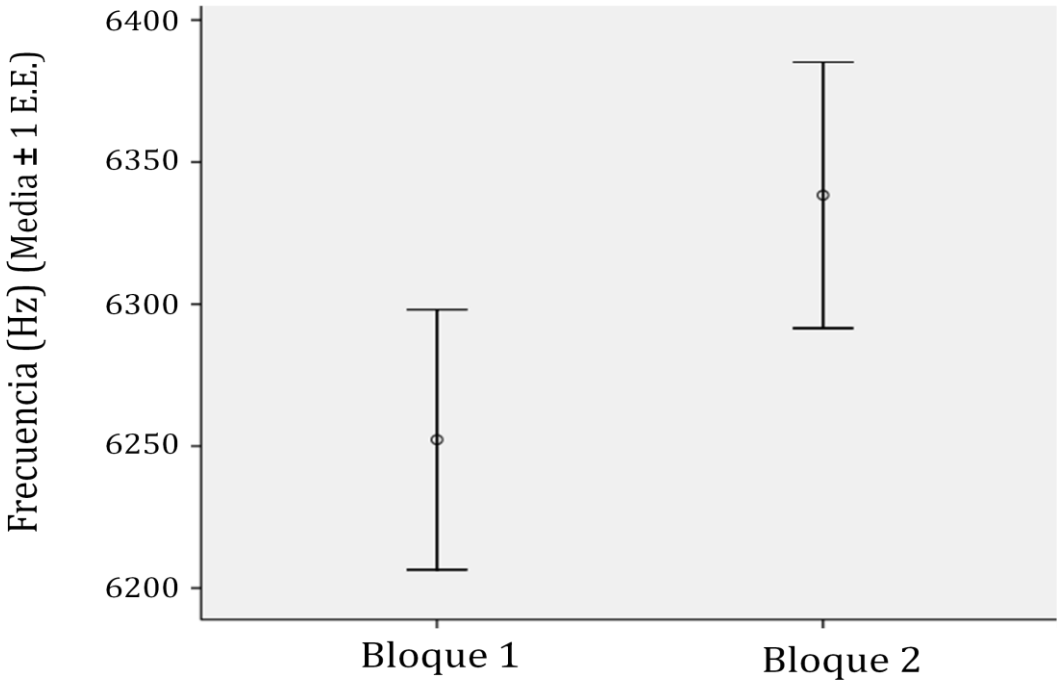

Figura 7. También la frecuencia máxima de los cantos emitidos durante el bloque más ruidoso fue mayor que la frecuencia máxima de los cantos proferidos durante el bloque menos ruidoso (t = -3.654; g.l.=28; P = 0.001).

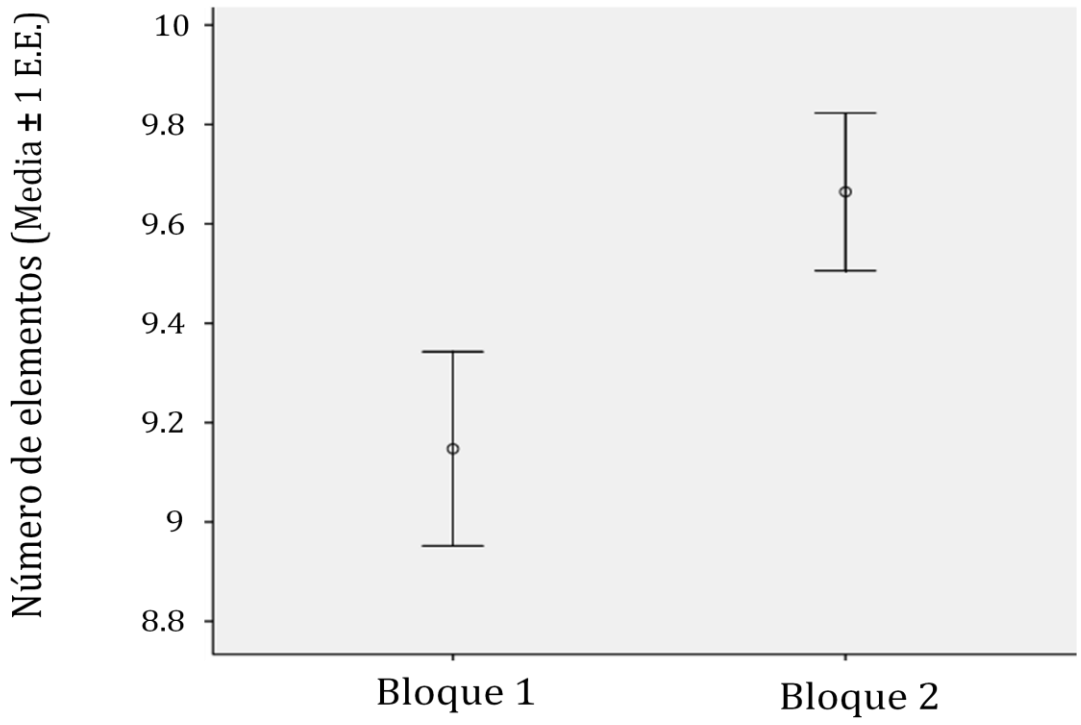

Figura 8. Durante los bloques más ruidosos los cantos emitidos fueron más largos que aquellos durante los bloques menos ruidosos (t = -3.208, g.l.=28; P = 0.003).

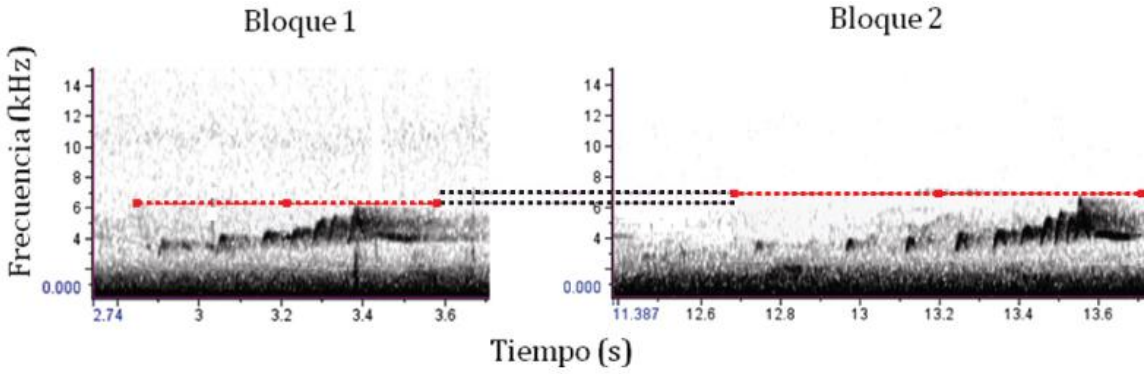

Figura 9. Comparación entre dos bloques de canto de un mismo individuo. El individuo se encontró en un territorio con un nivel de ruido ambiental presente promedio de 47.2 dB (A; 44.5 – 50.8). En su canto presentó una frecuencia máxima desde 6215 hasta 6800 kHz y un número de elementos desde 8 a 13. En el Bloque 1 se registró un nivel de ruido ambiental promedio de 44.8 dB (A) y en el Bloque 2 se registró un promedio de 50.1 dB (A). En el Bloque 1 cantó con una frecuencia máxima de 6215 kHz y 9 elementos mientras que en el Bloque 2 cantó con una frecuencia máxima de 6732 kHz y 12 elementos. La línea punteada representa la frecuencia máxima.

Una posibilidad en nuestros resultados sería que como al pasar el tiempo los músculos se van calentando, las contracciones musculares aumentan y el individuo puede entonces presentar un canto más agudo o con una mayor tasa. Para descartar esto realizamos una correlación entre la duración de la actividad vocal (minutos de grabación) y todos los atributos del canto registrados dando como resultado relaciones no significativas ($N = 29$, $P > 0.05$ para todos los casos).

DISCUSIÓN

Los resultados de las correlaciones entre territorios nos indican que los machos en áreas ruidosas presentan cantos más altos a nivel de frecuencia mínima y con un mayor número de elementos que aquellos machos de territorios silenciosos. El aumento en la frecuencia mínima es consistente con otros estudios donde individuos en territorios ruidosos emiten cantos con una mayor frecuencia mínima (e.g. Wood & Yezerinac 2006; Hu & Cardoso 2009; Gross et al. 2010), pero el aumento del número de elementos en el canto nos resulta sorpresivo y contrario a otros estudios donde a mayor ruido los cantos presentan menos elementos (Fernández-Juricic et al 2005) o menor duración (Slabbekoorn & Boer-Visser 2006).

Los resultados de los análisis de plasticidad nos indican que, a nivel individual, los machos emitieron cantos con una frecuencia mínima más alta, una frecuencia máxima más alta y con más elementos durante los bloques de mayor ruido que cuando se compararon con los bloques de menor ruido. Además, nos muestran que aunque ambas frecuencias aumentan, el incremento de la frecuencia mínima es mucho mayor que aquel de la frecuencia máxima por lo que el intervalo de frecuencia se ve comprimido significativamente conforme aumenta el nivel de ruido presente, similar a lo que se ha encontrado en otras especies como el pinzón doméstico (Fernández-Juricic 2005, Bermúdez-Cuamatzin 2009).

Disyuntivas en la comunicación intra e inter-sexual

Las vocalizaciones juegan un papel esencial en las relaciones inter-sexuales pues las hembras de la mayoría de las especies de aves se basan en ellas, en mayor o menor medida, para escoger a su pareja. Los machos que ajustan sus vocalizaciones en respuesta al ruido urbano podrían entonces enfrentarse a disyuntivas o compromisos (trade-offs) entre la transmisión del

mensaje y su atractivo. Por ejemplo, si el cantar a una mayor amplitud implica un costo energético, esto podría excluir la posibilidad de cantar a tasas altas preferidas por las hembras (Brumm 2004). Las disyuntivas también pueden presentarse cuando los machos ajustan la frecuencia de sus vocalizaciones. Por ejemplo, en especies donde las hembras prefieren machos con vocalizaciones de frecuencias bajas (e.g., Beani & Dessi-Fulgheri 1995), los machos que incrementen su frecuencia para evitar el enmascaramiento pueden aumentar el número de hembras que detecten sus vocalizaciones en un ambiente ruidoso pero disminuir su atractivo ante dichas hembras. Wood y Yezerinac (2006) encontraron que machos de gorrión cantor incrementaron la frecuencia mínima de su nota "buzz" pero no su frecuencia máxima, resultando en un menor intervalo de frecuencia. Este ajuste puede reducir el atractivo del canto del macho en especies donde las hembras evalúan el ancho de banda de la frecuencia como un aspecto del desempeño vocal (Podos 2001; Ballentine et al. 2004). En nuestro estudio, el cardenalito mostró resultados similares, tanto al comprimir el intervalo de frecuencia cuando se compararon los individuos consigo mismos, como entre territorios cuando machos de territorios ruidosos mostraron cantar con una frecuencia mínima mayor. Sin embargo, en el caso del cardenalito se necesitan más estudios para determinar el papel del canto en la atracción de pareja y si los cantos más agudos, o con un ancho de banda menor, son más o menos preferidos por las hembras.

Si se evidenciara una preferencia de las hembras por cantos de frecuencias altas en paserinos, esto contrastaría con las preferencias que son encontradas usualmente en taxa fuera de las aves por vocalizaciones de frecuencias bajas como en el orden orthoptera (e.g. Brown et al. 1996), anura (e.g. Howard & Young 1998), o en primates (e.g. Collins 2000). Estas preferencias fuera de las aves se cree se originaron ya que las frecuencias bajas son dependientes del tamaño del individuo (e.g. Davies & Halliday 1978; Ladich 1998) y explicarían preferencias adaptativas de las hembras. Esto podría no aplicarse a las aves, sobre todo a aquellas que interactúan principalmente

en el aire, donde el tamaño pequeño podría relacionarse con una ventaja competitiva al conferir probablemente una mayor agilidad para volar (Andersson & Norberg 1981). La agilidad es particularmente importante en muchas aves que pelean y presentan despliegues en el aire y existe evidencia en aves no paserinas donde las hembras prefieren machos más pequeños y agiles (Hakkarainen et al. 1996; Gronstol1996; Blomqvist et al. 1997; Figueroa 1999). Además, cantar a frecuencias altas podría ser costoso ya que requiere un incremento en las contracciones musculares (Suthers et al. 1999). Se puede hipotetizar entonces que cantos de frecuencias altas indicarían la calidad del macho (Cardoso et al. 2007). También es posible que, si cantar bajo una fuerte contracción muscular es difícil, otros rasgos del canto podrían ser afectados (e.g. precisión temporal, amplitud) y la frecuencia alta podría entonces ser una limitante de la habilidad vocal del macho (Cardoso et al. 2007). En apoyo a esta opinión, existe evidencia de que cantar tipos de cantos con frecuencias altas modifica el patrón de los grupos de cantos en el carbonero común (Lambrechts 1997) y que el cambiar a frecuencias más altas en los cantos decrece la duración de las notas en el carbonero de gorra oscura (*Poecile atricapillus,* Christie et al. 2004). Con el cardenalito en este estudio se mostró que, además de aumentar la frecuencia del canto, tanto mínima como máxima, el número de elementos del mismo también aumentaba en territorios ruidosos en comparación con territorios silenciosos. Además, en las correlaciones entre territorios, notamos que en aquellos silenciosos existe una gran variación en el atributo de frecuencia mínima y en el número de notas; es decir, en estos territorios encontramos desde machos que emiten cantos con pocas notas y/o baja frecuencia mínima hasta machos con muchas notas y/o alta frecuencia mínima, variación que no es evidente en los territorios ruidosos. Esto nos dice que aún sin el riesgo del enmascaramiento del canto debido al ruido, algunos individuos emiten cantos más agudos y con más elementos en los territorios silenciosos. Si esto representara un costo energético, como ha sido propuesto anteriormente (e.g. Fernández-Juricic et al. 2005; Cardoso et al. 2007; Díaz et al. 2011), entonces

estos atributos podrían actuar como indicadores de la calidad del macho. Al aplicar esto al cardenalito, nuestro estudio nos revelaría dos cosas: primero, que los individuos en territorios silenciosos pueden indicar su calidad al emitir cantos más agudos y/o con un mayor número de elementos, y segundo, que en territorios ruidosos sólo pueden establecerse machos con mayor calidad, capaces de emitir cantos con mayor frecuencia y/o con mayor número de elementos; esto, sin embargo, es hasta ahora especulación en el caso de nuestra especie y el ponerlo a prueba nos ayudaría a dilucidar el costo del canto en lugares urbanizados con altos niveles de ruido presente. El estudio de Francis et al. (2011) apoya la idea de que sólo los individuos capaces de modificar sus cantos en lugares ruidosos podrán establecerse en ellos. Ellos trabajaron con dos especies suboscinas, el mosquero gris (*Empidonax wrightii*) y el papamoscas cenizo (*Myiarchus cinerascens)*, con exposición a diferentes niveles de ruido. Mientras que el primero no mostró un ajuste vocal en la frecuencia a mayor ruido presente, sí mostró un declive en la ocupación de territorios ruidosos; por el contrario, el segundo no mostró un declive en la ocupación de áreas con mayores niveles de ruido mas sí mostró un aumento en la frecuencia de sus cantos. Esto podría implicar que sólo aquellos individuos y/o especies capaces de ajustar sus cantos, ya sea modificando aspectos espectrales o temporales, son lo suficientemente aptos como para ocupar áreas con altos niveles de ruido ambiental presente.

Muchas de las disyuntivas potenciales a las que los machos se enfrentan durante la comunicación con hembras también pueden ser enfrentadas durante la comunicación con machos competidores, ya que el ajuste vocal podría afectar el reconocimiento de los conespecíficos y la evaluación de la información contenida en la señal (e.g. la condición y motivación para pelear del emisor). Aún si las vocalizaciones son reconocidas por machos conespecíficos, el ajuste vocal puede incurrir en ciertos costos si decrece la posibilidad de provocar una respuesta beneficiosa en los receptores. Por ejemplo, una frecuencia baja y vocalizaciones de banda ancha son usualmente

utilizadas en despliegues de amenaza (Morton 1975). Los machos que cambian a frecuencias altas o tonos más puros para evitar el enmascaramiento podrían ser interpretados como machos menos amenazantes (Patricelli & Blickley 2006).

En efecto, diferentes atributos del canto pueden señalar diferentes aspectos del potencial competitivo de los machos y en diversos animales, individuos más grandes producen sonidos de frecuencias más bajas, y frecuentemente, los individuos más grandes ganan las contiendas entre machos (ten Cate et al. 2002). Es claro que si los cardenalitos cantan con frecuencias más altas para evitar el enmascaramiento del ruido, podrían estar transmitiendo el mensaje incorrecto o incompleto a otros machos. Aunado a esto, cabe resaltar que en estudios previos con el cardenalito (Ríos-Chelén et al. 2005; Ríos-Chelén & Macías-García 2007) se ha visto que los machos aumentan la duración de sus cantos conforme la hembra avanza en su período fértil y que los machos responden más agresivamente ante cantos de mayor duración. Como se comentó anteriormente, en el cardenalito se mostró que a mayor ruido presente en el territorio, mayor número de elementos en el canto, y dado que la duración del canto se incrementa como una función del número de elementos introductorios, podemos decir que a mayores niveles de ruido, cantos más largos son emitidos por los individuos, y esto se evidenció tanto cuando se compararon individuos entre territorios como cuando se comparó a nivel intra-individual. Así, los machos de territorios ruidosos podrían pasar por machos más amenazantes al presentar cantos más largos, dando así otro ejemplo de cómo el ruido urbano puede llevar a los individuos a transmitir un mensaje incorrecto. En nuestro caso, ambos escenarios podrían resultar en encuentros intensificados que, por el desgaste impuesto a los individuos, podrían llevar a la larga a una disminución en el éxito reproductivo. Por otro lado, también es posible que durante el establecimiento de territorios, los cardenalitos que cantan cantos más largos y/o agudos debido a que han vivido en lugares ruidosos, ganen las contiendas contra individuos que cantan cantos más cortos y /o graves. Otra posibilidad es que los individuos en

lugares ruidosos, al cantar cantos más largos y/o agudos, tengan territorios menos invadidos por intrusos o machos competidores que aquellos que habitan en lugares más silenciosos, y que esto resulte en un aumento en el éxito reproductivo en zonas ruidosas. Estas ideas, sin embargo, necesitan ser evaluadas en estudios futuros.

Así como en otros estudios se ha visto (Fernández-Juricic et al. 2005; Wood & Yezerinac 2006; Brumm & Slater 2006), mientras que los cardenalitos mostraron cantar con una frecuencia mínima mayor en territorios con mayor ruido, esta correlación no se encontró para la frecuencia máxima de los cantos, lo cual indica una compresión de las sílabas en el eje de la frecuencia. En experimentos de laboratorio, Lohr et al. (2003) encontraron que sonidos con un mayor ancho de banda en la frecuencia son más difíciles de detectar. Por lo tanto, el incrementar la frecuencia mínima, pero no la máxima, en condiciones ruidosas, podría resultar en cantos más fácilmente detectables (Ríos-Chelén 2009).

Mecanismos de ajuste del canto

Los ajustes a corto plazo de las vocalizaciones pueden ser logrados a través de un uso selectivo de cantos no enmascarados del repertorio o a través del ajuste inmediato de características de la señal tales como la frecuencia, amplitud, estructura temporal y el momento en que canta el ave (e.g. Brumm & Slabbekoorn 2005; Wood & Yezerinac 2006; Fuller et al. 2007). Los ajustes ontogenéticos pueden resultar de una modificación activa de la señal durante periodos de aprendizaje en los cuales hay mayor plasticidad vocal (Wood & Yezerinac 2006). La percepción del enmascaramiento es más probable que ocurra a través de la retroalimentación auditiva, la cual juega un papel crítico al emparejar el producto vocal al molde del canto durante el desarrollo del mismo (Patricelli & Blickley 2006).

El aprendizaje en el canto puede incrementar la habilidad de una especie para ajustar sus vocalizaciones en respuesta a un ambiente acústicamente alterado. En efecto, la mayoría de los casos descritos hasta ahora de ajustes vocales en respuesta a ruido urbano han sido en paserinos oscinos (e.g. Slabbekoorn & Peet 2003; Brumm 2004; Fernández-Juricic et al. 2005; Wood & Yezerinac 2006; Slabbekoorn & Boer-Visser 2006; Bermúdez-Cuamatzin et al. 2009; Nemeth & Brumm 2009), especies que aprenden a cantar. Pero, gracias a este estudio, podemos comprobar que los cardenalitos, aún siendo suboscinos, presentan la suficiente plasticidad como para modificar la frecuencia de sus cantos, lo que podría favorecer la transmisión del mensaje en condiciones de ruido y la colonización de lugares urbanos. Incluso dentro de las especies que aprenden sus cantos, la alta plasticidad vocal es muy probable que se refleje en un amplio rango de respuestas ante el ruido urbano, haciendo difícil las generalizaciones y predicciones de la distribución filogenética del ajuste vocal (Patricelli & Blickley 2006).

Ajustar características temporales, espectrales, de intensidad y redundancia de las señales acústicas para reducir el enmascaramiento por el ruido ambiental ha sido demostrado en seis órdenes de vertebrados en relación a diferentes tipos de señales: llamados de súplica de polluelos (Leonard & Horn 2008), señales de alarma en ardillas (Rabin et al. 2006), llamados de contacto en primates (Egnor et al. 2007), ecolocalización en murciélagos (Gillam & McCracken 2007) y en señales de comunicación sexual en aves, cetáceos y anuros (Brumm & Slabbekoorn 2005; Patricelli & Blickley 2006; Warren et al. 2006; Slabbekoorn & Ripmeester 2008; Parris et al. 2009). El ajuste vocal probablemente conlleva un costo, tanto en el balance energético como en la transferencia de información. Es muy probable que algunas especies sean incapaces de ajustar la estructura de sus sonidos para superar el ruido aún dentro de los mismos grupos de organismos. Probablemente los mayores vaticinadores de la habilidad de una especie dada para tener éxito en un mundo más ruidoso serán el grado en el que se sobrelapen temporal y espectralmente las señales biológicas

cruciales y el ruido ambiental, y su flexibilidad para compensar con otras modalidades sensoriales (e.g. visión) cuando las señales auditivas sean enmascaradas (Barber et al. 2009).

Impacto social del ajuste de cantos

El enmascaramiento acústico resultante de un incremento en los niveles de ruido podría reducir el número de individuos que componen una red de comunicación y tener consecuencias desconocidas en los procesos reproductivos (Barber et al. 2009). Los mensajes reproductivos y territoriales no son la única información transmitida en la comunicación acústica que opera en una red. Grupos sociales se benefician al producir llamados de alarma para advertir sobre depredadores que se acercan (Caro 2005) y de llamados de contacto para mantener la cohesión del grupo (Marler 2004). Una reducción en la distancia de transmisión de la señal creada por el ruido antropogénico puede disminuir la efectividad de estas redes sociales. La incapacidad de escuchar uno solo de los individuos con llamados de alerta puede resultar en la subestimación de la urgencia del mensaje (Sloan & Hare 2008).

Mockford & Marshall (2009) realizaron un estudio donde evaluaron cómo la divergencia entre los cantos de zonas ruidosas y silenciosas afectaba la respuesta hacia la señal por parte del individuo receptor. Encontraron que los machos de territorios silenciosos exhibían una respuesta significativa más fuerte cuando escuchaban cantos de machos cuyos territorios tuvieran niveles bajos de ruido ambiental que cuando escuchaban a machos de territorios con niveles altos de ruido. Así mismo, los machos de territorios ruidosos respondieron con mayor intensidad ante cantos de individuos de territorios ruidosos que ante los de territorios silenciosos. Esta divergencia conductual podría intensificar la divergencia de la señal entre las poblaciones rurales y urbanas. Esto nos habla de cómo el enmascaramiento de las señales acústicas por el ruido urbano podría tener un efecto

considerable tanto en la selección intra-sexual (Mockford & Marshall 2009) como, previsiblemente, en la inter-sexual (Swaddle & Page 2007).

El uso de una frecuencia dependiente del ruido en los cantos de aves puede ser un ajuste a corto plazo o a largo plazo. Puede concernir cambios genéticos u ontogenéticos, flexibilidad en la señal inmediata, o una combinación de estos (Patricelli & Blickley 2006). Una explicación exclusivamente genética parece no probable para la variación acústica asociada al ruido dentro de las poblaciones (Slabbekoorn & Peet 2003; Wood & Yezerinac 2006). Una explicación ontogenética podría responder por cierta parte de la variación en las especies de aves que desarrollan los cantos adultos a través de la experiencia y el aprendizaje. Sin embargo, otra explicación para la variación podría ser una flexibilidad a corto plazo a través de un mecanismo de retroalimentación inmediata. Esta explicación no excluye necesariamente a las otras dos, pero podría potencialmente ser responsable de los patrones relacionados con el ruido encontrados tanto dentro (Slabbekkoorn & Peet 2003; Wood & Yezerinac 2006) como entre poblaciones (Slabbekoorn & Boer-Visser 2006). Halfwerk y Slabekoorn (2009) encontraron con el carbonero común que tipos de cantos con frecuencias altas fueron más cantados en presencia de ruido de baja frecuencia mientras que tipos de cantos con frecuencias bajas fueron más cantados en presencia de ruido de alta frecuencia. Como consecuencia, los grupos de aves que cambiaron sus cantos durante la exposición al ruido lo hicieron hacia tipos de cantos con frecuencias favorables para evitar el enmascaramiento del ruido ambiental. Estos resultados muestran que una flexibilidad conductual a corto plazo está involucrada en la respuesta del carbonero ante las condiciones cambiantes de ruido y puede explicar el uso de las frecuencias dependientes del sonido en los cantos urbanos (Halfwerk & Slabbekoorn 2009). Una flexibilidad conductual de ese tipo también ha sido encontrado en dos especies más de oscinos, en el mosquitero común (*Phylloscopus collybita*, Verzijden et al. 2010) y en el pinzón doméstico (Bermúdez-Cuamatzin et al 2011). Esta respuesta a corto plazo parece ser la responsable de que

los individuos de la especie suboscina, papamoscas cenizo (Francis et al. 2011), vocalizaran a una mayor frecuencia en territorios con mayor amplitud de ruido. Algo similar parece suceder con el cardenalito en nuestro estudio ya que vimos que un mismo individuo cuando se encuentra en condiciones de más ruido aumenta la frecuencia y el número de elementos de sus cantos. Esto nos sugiere una flexibilidad a corto plazo guiada por mecanismos de retroalimentación auditiva.

El utilizar cantos con diferentes características dependiendo del hábitat en el que se esté presente podría potencialmente afectar el flujo genético a través de un impacto en el establecimiento de territorios o de la atracción de pareja para individuos que se dispersen en áreas con diferentes perfiles de sonido (Slabbekoorn & Smith 2002; Slabbekoorn & Boer-Visser 2006). De este modo, el hecho de que los cantos sean escuchados o no puede tener consecuencias en la posesión de un territorio y en la atracción de pareja, potencialmente afectando la adecuación individual y la viabilidad poblacional (Klump 1996; Slabbekoorn & Ripmeester 2008).

CONCLUSIONES

El cardenalito, *Pyrocephalus rubinus*, aún siendo un suboscino con un solo tipo de canto, mostró suficiente plasticidad para modificar atributos de su canto en presencia de ruido ambiental.

Los individuos demostraron en sus cantos un uso de la frecuencia dependiente del ruido. La frecuencia mínima mostró ser más alta en territorios con mayores niveles de ruido y cuando se compararon a nivel intra-individual, la frecuencia mínima y máxima fueron más altas en bloques de mayor ruido ambiental presente.

El número de elementos es un atributo que se relaciona con el ruido presente. Individuos de territorios ruidosos emitieron cantos con mayor número de elementos; así mismo, un mismo individuo en presencia de altos niveles de ruido emitió cantos con mayor número de elementos que en momentos de menores niveles de ruido ambiental presente.

El mecanismo de ajuste de los cantos en el cardenalito parece implicar una respuesta que involucra flexibilidad a corto plazo. Esto no descarta la acción de la selección natural en dicho proceso de ajuste.

REFERENCIAS

Andersson, M. & R. Å. Norberg. 1981. Evolution of reversed sexual size dimorphism and role partitioning among predatory birds, with a size scaling of flight performance. Biological Journal of the Linnean Society 15:105–130.

Ballantine, B., J. Hyman & S. Nowicky. 2004. Vocal performance influences female response to male bird song: an experimental test. Behavioral Ecology 15:163-168.

Barber, J. R., K. R. Crooks & K. M. Fristrup. 2009. The costs of chronic noise exposure for terrestrial organisms. Trends in Ecology and Evolution 30:1176-1186.

Beani, L. & F. Dessì-Fulgheri.1995. Mate choice in the grey partridge (*Perdix perdix*). The role of male physical and behavioural traits. Animal Behaviour 49: 347-356.

Bermúdez-Cuamatzin, E., A.A. Ríos-Chelén, D. Gil & C. Macías-García. 2009. Strategies of song adaptation to urban noise in the house finch: syllable pitch plasticity or differential syllable use? Behaviour 146: 1269-1286.

Bermúdez-Cuamatzin, E., A.A. Ríos-Chelén, D. Gil & C. Macías-García. 2011. Experimental evidence for real-time song frequency shift in response to urban noise in a passerine bird. Biology Letters 7: 36-38.

Blomqvist, D., O.C. Johansson, U. Unger, M. Larsson & L.A. Flodin. 1997. Male aerial display and reversed sexual size dimorphism in the dunlin. Animal Behaviour 54: 1291–1299.

Brenowitz, E.A. & M. D. Beecher. 2005. Song learning in birds: diversity and plasticity, opportunities and challenges. TRENDS in Neurosciences 28: 127-132.

Brown, W.D., J. Wideman, M.C.B. Andrade, A.C. Mason & D.T. Gwynne. 1996. Female choice for an indicator of male size in the song of the black-horned tree cricket, *Oecanthus nigricornis* (Orthoptera: Gryllidae: Oecanthinae). Evolution 50: 2400-2411.

Brumm, H. 2004. The impact of environmental noise on song amplitude in a territorial bird. Journal of Animal Ecology 73: 434–440.

Brumm, H. & D. Todt. 2002. Noise-dependent song amplitude regulation in a territorial songbird. Animal Behaviour 63: 891–897.

Brumm, H. & H. Slabbekoorn. 2005. Acoustic communication in noise. Advances in the Study of Behavior 35: 151-209.

Brumm, H. & P.J.B. Slater. 2006. Ambient noise, motor fatigue, and serial redundancy in chaffinch song. Behavioral Ecology and Sociobiology 60: 475-481.

Cardoso, G.C., P.G. Mota & V. Depraz. 2007. Female and male serins (*Serinus serinus*) respond differently to derived song traits. Behavioral Ecology and Sociobiology 61:1425–1436.

Caro, T. 2005. Antipredator Defenses in Birds and Mammals. The University of Chicago Press.

Carothers, S.W. 1974. Breeding ecology and time-energy budget of male Vermilion Flycatchers and comments on the social organization of southwestern riparian birds. Ph.D. diss., Univ. of Illinois, Chicago.

Catchpole, C.K. & P.J.B. Slater. 2008. Bird song. Biological themes and variations. Cambridge University Press, Cambridge.

Christie, P.J., D.J. Mennill & L.M. Ratcliffe. 2004. Pitch shifts and song structure indicate male quality in the dawn chorus of blackcapped chickadees. Behavioral Ecology and Sociobiology 55:341–348.

Collins, S.A. 2000. Men's voices and women's choices. Animal Behaviour 60:773–780.

Cuthill, I.C. & W.A. Macdonald. 1990. Experimental manipulation of the dawn and dusk chorus in the blackbird *Turdus merula*. Behavioral Ecology and Sociobiology 26: 209–216.

Cynx, J., R. Lewis, B. Tavel & H. Tse. 1998. Amplitude regulation of vocalizations in noise by a songbird, *Taeniopygia guttata*. Animal Behaviour 56:107–113.

Davies N.B. & T.R. Halliday. 1978. Deep croaks and fighting assessment in toads *Bufo bufo*. Nature 274: 683–685.

Díaz, M., A. Parra & C. Gallardo. 2011. Serins respond to anthropogenic noise by increasing vocal activity. Behavioral Ecology 22: 332-336.

Endler, J.A. 1992. Signals, signal conditions, and the direction of evolution. The American Naturalist 139: 125–153.

Egnor, S.E.R., J. Graham-Wickelgren & M.D. Houser. 2007. Tracking silence: adjusting vocal production to avoid acoustic interference. Journal of Comparative Physiology A 193: 477–483.

Fernández-Juricic, E. 2002. Can human disturbance promote nestedness? A case study with birds in an urban fragmented landscape. Oecologia 131: 269–278.

Fernández-Juricic, E., R. Poston, K. De Collibus, T. Morgan, B. Bastain, C. Martin, K. Jones & R. Treminio. 2005. Microhabitat selection and singing behavior patterns of male house finches (*Carpodacus mexicanus*) in urban parks in a heavily urbanized landscape in the Western U.S. Urban Habitats 3: 49–69.

Figuerola, J. 1999. A comparative study on the evolution of reversed size dimorphism in monogamous waders. Biological Journal of the Linnean Society 67:1– 18.

Forman, R.T.T., B. Reineking & A.M. Hersperger. 2002. Road traffic and nearby grassland bird patterns in suburbanizing landscape. Environmental Management 29: 782–800.

Francis, C.D., C.P. Ortega & A. Cruz. 2011. Vocal frequency change reflects different responses to anthropogenic noise in two suboscine tyrant flycatchers. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences. Publicado en línea antes que en papel, doi: 10.1098/rspb.2010.1847.

Fuller, R.A., P.H. Warren & K.J. Gaston. 2007. Daytime noise predicts nocturnal singing in urban robins. Biology Letters 3: 368-370.

Gil, D. & M. Gahr. 2002. The honesty of bird song: multiple constraints for multiple traits. Trends in Ecology and Evolution 17: 133–141.

Gillam, E.H. & G.F. McCracken. 2007. Variability in the echolocation of *Tadarida brasiliensis*: effects of geography and local acoustic environment. Animal Behaviour 74: 277–286.

Goller, F. & R.A. Suthers. 1996. Role of Syringeal Muscles in Controlling the Phonology of Bird Song. Journal of Neurophysiology 76: 287-300.

Gross, K., G. Pasinelli & H.P. Kunc. 2010. Behavioral plasticity allows short-term adjustment to a novel environment. American Naturalist 176:456-64.

Grønstøl, G.B. 1996. Aerobatic components in the song-flight display of male lapwings *Vanellus vanellus* as cues in female choice. Ardea 84: 45–55.

Hakkarainen, H., E. Hutta, K. Lahti, P. Lundvall, T. Mappes, P. Tolonen & J. Wiehn. 1996. A test of male mating and hunting success in the kestrel: the advantages of smallness? Behavioral Ecology and Sociobiology 39: 375–380.

Halfwerk, W. & H. Slabbekoorn. 2009. A behavioural mechanism explaining noise-dependent frequency use in urban birdsong. Animal Behaviour 78: 1301-1307.

Halfwerk, W., L. J.M. Holleman, K.M. Lessells & H. Slabbekoorn. 2011. Negative impact of traffic noise on avian reproductive success. Journal of Applied Ecology. 48: 210-219.

Howard, R.D. & J. R. Young. 1998. Individual variation in male vocal traits and female mating preferences in *Bufo americanus.* Animal Behaviour 55: 1165-1179.

Hu, Y. & G.C. Cardoso. 2010. Which birds adjust the frequency of vocalizations in urban noise? Animal Behaviour 79: 863-869.

Hunter, M.L. & J.R. Krebs. 1979. Geographical variation in the song of the great tit (*Parus major*) in relation to ecological factors. Journal of Animal Ecology 48: 759–785.

Klump, G.M. 1996. Bird communication in the noisy world. Ecology and Evolution of Acoustic Communication in Birds (eds Kroodsma, D.E. & E.H. Miller), pp. 321–338. Cornell University Press, Ithaca.

Konishi, M. 2004. The role of auditory feedback in birdsong. Ann. N. Y. Acad. Sci. 1016:416-437.

Krodsma, D.E. 1982. Learning and the ontogeny of sound signals in birds. Pp. 1-23. *In*: DE Kroodsma, EH Miller & HOuellet (eds.). Acoustic communication in birds (v.2). Academic Press. 389p

Kroodsma, D.E. 1984. Songs of the Alder Flycatcher (*Empidonax alnorium*) and the Willow Flycatcher (*Empidonax traillii*) are innate. The Auk 101: 13–23.

Kroodsma, D.E. & M. Konishi. 1991. A suboscine bird (eastern phoebe, *Sayornis phoebe*) develops normal song without auditory feedback. Animal Behaviour 42: 477-487.

Kroodsma, DE. 2004. The diversity and plasticity of birdsong. Nature's Music: The Science of Birdsong (eds. Marler, P. & H. Slabbekoorn), Amsterdam: Elsevier Academic p: 108–131.

Ladich, F. 1998. Sound characteristics and outcome of contests in male croaking gouramis (*Teleostei*). Ethology 104: 517–529.

Lambrechts, M.M. 1997. Song frequency plasticity and composition of phrase versions in great tits *Parus major*. Ardea 85: 99–109.

Lengagne, T., T. Aubin, J. Lauga & P. Jouventin. 1999. How do king penguins (*Aptenodytes patagonicus*) apply the mathematical theory of information to communicate in windy conditions? Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences 266: 1623–1628.

Lengagne, T. & P. J. B. Slater. 2002. The effects of rain on acoustic communication: Tawny Owls have good reason for calling less in wet weather. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences 269:2121–2125.

Leonard, M.L. & A.G. Horn. 2008. Does ambient noise affect growth and begging call structure in nestling birds? Behavioral Ecology 19: 502–507.

Lohr, B., T. F. Wright & J. Dooling. 2003. Detection and discrimination of natural calls in masking noise by birds: estimating the active space of a signal. Animal Behaviour 65: 763–777.

Lovell, S.F. & M.R. Lein. 2003. Neighbor-stranger discrimination by song in a suboscine bird, the alder flycatcher, *Empidonax alnorum*. Behavioral Ecology 15: 799-804.

Nemeth, E. & H. Brumm. 2009. Blackbirds sing higher-pitched songs in cities: adaptation to habitat acoustics or side-effect of urbanization? Animal Behaviour 78: 637-641.

Nordeen K. W. & E.J. Nordeen. 2004. Synaptic and molecular mechanisms regulating plasticity during early learning. Ann. N. Y. Acad. Sci. 1016: 416-437.

Marler, P. 2004. Bird calls: a cornucopia for communication. The Science of Birdsong: 132–176.

Marten, K. & P. Marler. 1977. Sound transmission and its significance for animal vocalization in temperate habitats. Behavioral Ecology and Sociobiology 2: 271-290.

McGregor, P. (ed.) 2005. Animal Communication Networks, Cambridge University Press.

Mockford E. & R.C. Marshall. 2009. Effect of urban noise on song and response behavior in great tits. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences 276: 2979-2985.

Monaghan, P. 2008. Early growth conditions, phenotypic development and environmental change. Phil. Trans. R. Soc. B. 363:1635-1645.

Moran M.D. 2003. Arguments for rejecting the sequential Bonferroni in ecological studies. Oikos 100: 403–405.

Morton, E.S. 1975. Ecological sources of selection on avian sounds. The American Naturalist 109: 17–34.

Nakawaga S. 2004. A farewell to Bonferroni: the problems of low statistical power and publication bias. Behavioral Ecology 15:1044–1045.

Parris, K.M., M. Velik Lord & J.M.A. North. 2009. Frogs call at a higher pitch in traffic noise. Ecology and Society 14: 25.

Patricelli, G.L. & J.L. Blickley. 2006. Avian communication in urban noise: Causes and consequences of vocal adjustment. The Auk 123: 639–649.

Podos, J. 2001. Correlated evolution ofmorphology and vocal signal structure in Darwin's Finches. Nature 409: 185-188

Podos, J., S.K. Huber & B. Taft. 2004. Bird song: The interface of evolution and mechanism. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics 35: 55–87.

Potash, L.M. 1972. Noice-induced changes in calls of the Japanese quail. Psychonomic Science 26: 252–254.

Rabin, L.A., R.G. Coss & D.H. Owings. 2006. The effects of wind turbines on antipredator behavior in California ground squirrels (*Spermophilus beecheyi*). Biological Conservation 131: 410–420.

Raikow, R.J. & A.H. Bledsoe. 2000. Phylogeny and evolution of the passerine birds. Bioscience 50: 487-499.

Reijnen, R., R. Foppen & G. Veenbaas. 1997. Disturbance by traffic of breeding birds: evaluation of the effect and considerations in planning and managing road corridors. Biodiversity and Conservation 6: 567–581.

Rheindt, F.E. 2003. The impact of roads on birds: does song frequency play a role in determining susceptibility to noise pollution? Journal für Ornithologie 144 : 295–306.

Ríos-Chelén, A.A., C. Macías-Garcia & K. Riebel. 2005. Song variation in a suboscine bird, the vermilion flycatcher (*Pyrocephalus rubinus*). Behaviour 142: 1121–1138.

Ríos-Chelén, A.A. & C. Macías-Garcia. 2007. Responses of a sub-oscine bird during playback: Effects of different song variants and breeding period. Behavioural Processes 74: 319–325.

Ríos-Chelén A.A. 2009. Bird song: the interplay between urban noise and sexual selection. Oecologia Brasiliensis 13: 153-164.

Rowe, L. & D. Houle. 1996. The lek paradox and the capture of genetic variance by condition dependent traits. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences 263: 1415–1421.

Slabbekoorn, H. & T.B. Smith. 2002. Bird song, ecology, and speciation. Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences 357: 493–503.

Slabbekoorn, H. & M. Peet. 2003. Birds sing at a higher pitch in urban noise. Nature 424: 267.

Slabbekoorn, H. & A. Boer-Visser. 2006. Cities change the songs of birds. Current Biology 16: 2326-2331.

Slabbekoorn, H. & E.A. Ripmeester. 2008. Birdsong and anthropogenic noise: implications and applications for conservation. Molecular Ecology 10: 1111-1365.

Sloan, J.L. & J.F. Hare. 2008. The more the scarier: adult Richardson's ground squirrels (*Spermophilus richardsonii*) assess response urgency via the number of alarm signalers. Ethology 114: 436–443.

Smith, W.J. 1967. Displays of the vermilion flycatcher (*Pyrocephalus rubinus*). Condor 69: 601-605.

Smith, W.J. & A.M. Smith. 1992. Behavioural information provided by two song forms of the eastern kingbird, *T. tyrannus*. Behaviour 120: 90-102.

Suthers, R.A., F. Goller & C. Pytte. 1999. The neuromuscular control of birdsong. Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences 354: 927–939.

Swaddle, J.P. & L.C. Page. High levels of environmental noise erode pair preferences in zebra finches: implications for noise pollution. Animal Behaviour 74: 363-368.

Taylor, W.K. & H. Hanson. 1970. Observations on the breeding biology of the Vermilion Flycatcher in Arizona. Condor 82: 315-319.

Ten Cate, C., H. Slabbekoorn & M.R. Ballintijn. 2002. Birdsong and male-male competition: causes and consequences of vocal variability in the collared dove (*Streptopelia decaocto*). Advances in the Study of Behavior 31: 31-75.

Verzijden, M. N., E. A. P. Ripmeester, V. R. Ohms, P. Snelderwaard & H. Slabbekoorn. 2010. Immediate spectral flexibility in singing chiffchaffs during experimental exposure to highway noise. The Journal of Experimental Biology 213: 2575-2581.

Wallschläger, D. 1980. Correlation of song frequency and body weight in passerine birds. Cellular and Molecular Life Sciences 36: 412-412.

Warren, P.S., M. Katti, M. Ermann & A. Brazel. 2006. Urban bioacoustics: it's not just noise. Animal Behaviour 71: 491–502.

Weiserbs, A. & J.J. Jacob. 2001. Is breeding bird distribution affected by motorway traffic noise? Alauda 69: 483–489.

Wiley, R.H. & D.G. Richards. 1980. Adaptations for acoustic communication in birds: sound transmission and signal detection. Acoustic Communication in Birds, Vol. 1 (eds Kroodsma, D.E. & E.H. Miller), Academic Press, New York pp: 131–181.

Wolf, B.O. & S.L. Jones. 2000. Vermilion Flycatcher (*Pyrocephalus rubinus*). The Birds of North America, No. 484 (eds Poole, A. & F. Gill) Philadelphia, PA.

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