



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA  
DE MÉXICO**

---

---

**FACULTAD DE CIENCIAS**

**Variación geográfica en el canto del colorín azul-negro,  
*Cyanocompsa parcellina* (Aves: Cardinalidae)**

**T E S I S**

**QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE**

**BIÓLOGA**

**P R E S E N T A**

**Paulina Rebeca Vázquez Calvillo**

**DIRECTOR DE TESIS:**

**M. en C. MARCO FABIO ORTIZ RAMÍREZ**

**Ciudad Universitaria, Cd. Mx. 2019**





Universidad Nacional  
Autónoma de México



**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

Apellido paterno  
Apellido materno  
Nombre(s)  
Teléfono  
Universidad Nacional Autónoma de México  
Facultad de Ciencias  
Carrera  
Número de cuenta

### 2. Datos del tutor

Grado  
Nombre(s)  
Apellido paterno  
Apellido materno

### 3. Datos del sinodal 1

Grado  
Nombre(s)  
Apellido paterno  
Apellido materno

### 4. Datos del sinodal 2

Grado  
Nombre(s)  
Apellido paterno  
Apellido materno

### 5. Datos del sinodal 3

Grado  
Nombre(s)  
Apellido paterno  
Apellido materno

### 6. Datos del sinodal 4

Grado  
Nombre(s)  
Apellido paterno  
Apellido materno

### 7. Datos del trabajo escrito

Título  
Número de páginas  
Año

### 1. Datos del alumno

Vázquez  
Calvillo  
Paulina Rebeca  
56603026  
Universidad Nacional Autónoma de México  
Facultad de Ciencias  
Biología  
311082746

### 2. Datos del Tutor

M. en C.  
Marco Fabio  
Ortiz  
Ramírez

### 3. Datos del Sinodal 1

Dr.  
Luis Antonio  
Sánchez  
González

### 4. Datos del Sinodal 2

Dra.  
María del Coro  
Arizmendi  
Arriaga

### 5. Datos del Sinodal 3

Dr.  
José Roberto  
Sosa  
López

### 6. Datos del Sinodal 4

Dr.  
Fernando  
González  
García

### 7. Datos del Trabajo Escrito

Variación geográfica en el canto del colorín azul-negro, *Cyanocompsa parellina* (Aves: Cardinalidae)  
51 pág  
2019

## **Agradecimientos**

*Agradezco mucho a mi familia en la CDMX y Zacatecas, pero en especial a mis padres y a mi hermana quienes me apoyaron en todas mi decisiones, me alentaron y creyeron en mí. Este logro es tanto de ustedes como mío.*

*Gracias a mi jurado: Dra. María del Coro, Dr. Luis Antonio, Dr. José Roberto, Dr. Fernando y M. en C Marco Fabio, por su tiempo y comentarios, los cuales enriquecieron mi trabajo.*

*Muchas gracias a mi tutor Marquito puesto que, sin su apoyo, este trabajo no hubiera sido posible. Y más que nada te agradezco por tu amistad, eres una gran persona y me has ayudado a crecer como profesional y persona, me has brindado consejos, ayuda, comentarios, anécdotas y siempre te agradeceré que aceptarás ser mí tutor.*

*A Howell por siempre hacerme reír, por su amistad y por ayudarme siempre que lo necesito, a Erick por las pláticas y conciertos. Y al Dr. Adolfo por aceptarme en el Museo.*

*A todos los miembros de la pajarera, Vero, Anita, Vio, Fer, Jezreel, Orlando, Tapatío, Chente, Ale, Pepe, Dona, Sarita, Lalo malo, Marisol, Fanny y Gordille.... por brindarme su amistad, risas, y bromas, se han convertido en muy buenos amigos.*

*A mis amigos de la carrera Diana, Eunice, Erick, Laura, Clo, Juli, Raúl y todos los demás. Y en especial a Betty, gracias por tu amistad, tu honestidad y tu apoyo.*

*A mis amigas Abi, Claus y Fer que a lo largo de los años me han apoyado y brindado su amistad.*

*Este es un logro cumplido de muchos que faltan.*

*Gracias*

Gracias a PAPPIT-DGPA proyecto IN-222817: “Probando modelos de especiación contrastantes para la diferenciación en aves de bosques tropicales de tierras bajas de México”.

A la Biblioteca de Sonidos de las Aves de México (BISAM) de la Red de Biología y Conservación de Vertebrados del Instituto de Ecología, A. C., en Xalapa, Veracruz, México. Y al Dr. Fernando González García por facilitar las grabaciones de *Cyanocompsa parellina*.

A Francisco Dubon, Mary Beth Stowe, Richard C. Hoyer y “Macaulay Library at the Cornell Lab of Ornithology” por brindarme sus grabaciones de *Cyanocompsa parellina*.

# ÍNDICE

1. Resumen.....	1
2. Abstract.....	2
3. Introducción.....	3
4. Justificación.....	10
5. Objetivos.....	11
6. Métodos.....	12
6.1 Colecta de datos.....	12
6.2 Análisis de las vocalizaciones.....	13
6.3 Variación del canto y notas de <i>Cyanocompsa parellina</i> .....	15
6.4 Variación del canto y notas de <i>C. parellina</i> por el tipo de vegetación.....	15
6.5 Variación del canto y notas de <i>C. parellina</i> debida a la temperatura del ambiente.....	15
6.6 Variación del canto y notas de <i>C. parellina</i> debida al aislamiento geográfico.....	16
7. Resultados.....	17
7.1 Variación del canto y notas de <i>C. parellina</i> .....	19
7.2 Variación el canto y notas de <i>C. parellina</i> por el tipo de vegetación.....	20
7.3 Variación el canto y notas de <i>C. parellina</i> debida a la temperatura del ambiente.....	21
7.4 Variación del canto y notas de <i>C. parellina</i> debida al aislamiento geográfico.....	22
8. Discusión.....	24
9. Conclusiones.....	30
10. Literatura Citada.....	31
11. Anexos.....	42

## Índice de figuras

1. Figura 1. Distribución de <i>Cyanocompsa parellina</i> ... ..	8
2. Figura 2. Fotos de <i>Cyanocompsa parellina</i> . .....	9
3. Figura 3. Espectrograma de las variables bioacústicas medidas en el canto de <i>Cyanocompsa parellina</i> .....	17
4. Figura 4. Espectrogramas del canto de individuos pertenecientes a las vertientes Pacífico y Atlántico... ..	18
5. Figura 5. Relación entre la distancia geográfica y acústica del canto... ..	23
6. Figura 5. Relación entre la distancia geográfica y acústica de las notas.....	23

## Índice de tablas

1. Tabla 1. Colecciones digitales consultadas... ..	13
2. Tabla 2. Descripción de las variables medidas... ..	14
3. Tabla 3. Componentes principales del canto de <i>Cyanocompsa parellina</i> .....	19
4. Tabla 4. Componentes principales de las notas de <i>Cyanocompsa parellina</i> ... ..	19
5. Tabla 5. Diferencias en los componentes del canto y notas.....	20
6. Tabla 6. Diferencias en los componentes del canto y notas entre los tipos de vegetación .....	21
7. Tabla 7. Valores de correlación de Spearman para el canto. ....	22
8. Tabla 8. Valores de correlación de Spearman para las notas. ....	22

## RESUMEN

Dado que el canto de las aves es utilizado para la defensa de territorio, cortejo y reconocimiento específico, entre otras funciones, en las últimas dos décadas las diferencias entre los cantos han sido de gran utilidad para determinar los límites entre especies y poblaciones de aves. Sin embargo, explicar la variación en los cantos puede ser muy complejo debido a los múltiples factores que influyen en la variación vocal entre poblaciones. Por ejemplo, variación debida al tipo de hábitat, la temperatura, aspectos genéticos, la morfología, el aprendizaje o la selección sexual.

Debido al aislamiento geográfico que presentan las poblaciones del Colorín Azulnegro (*Cyanocopsa parcellina*) en las vertientes de México (Pacífico y Atlántico) y a las diferencias morfológicas que presentan las poblaciones en ambas vertientes, en este estudio analicé la variación geográfica en su canto a lo largo toda su distribución, así como su relación con la vegetación, la temperatura, y las barreras y distancias geográficas. Obtuve 54 grabaciones provenientes de diferentes instituciones nacionales e internacionales y de grabadores independientes. De cada grabación seleccioné distintas vocalizaciones y medí nueve variables bioacústicas (de frecuencia, duración y forma de los cantos y las notas). Mediante un análisis de componentes principales, obtuve siete componentes principales para explicar la variación de sus cantos y notas. Debido a la falta de normalidad en los datos obtenidos, utilicé una prueba estadística no paramétrica de Kruskal-Wallis, la cual mostró diferencias significativas entre vertientes y entre los tipos de vegetación para tres componentes del canto y en cinco componentes para las notas. Mis resultados indican que las poblaciones de la vertiente del Atlántico emiten cantos y notas con frecuencias inferiores e intervalos de frecuencia menores a los emitidos por la vertiente del Pacífico. Para analizar si la temperatura afecta la variación en el canto, realicé una correlación de Spearman y obtuve una correlación positiva para individuos de la vertiente del Pacífico ( $r \geq 0.40$ ) y una correlación inversamente proporcional para individuos de la vertiente del Atlántico ( $r \geq -0.40$ ). Al analizar si la distancia geográfica influye en la variación del canto, mis resultados mostraron diferencias significativas en los componentes principales del canto ( $r = 0.34$ ,  $p < 0.001$ ) y notas ( $r = 0.12$ ,  $p < 0.001$ ), indicando una mayor variación en el canto mientras la distancia geográfica de las poblaciones es mayor. Los resultados indican que un aislamiento vicariante no influye en la variación del canto.

## ABSTRACT

Since the song of the birds is used for the defense of territory, courtship and species recognition, among other functions, over the last two decades the differences between the songs have been very useful to determine both species and populations limits of birds. However, explaining the variation in bird songs may be very complex due to multiple factors influencing vocal variation between populations, such as variation due to habitat type, temperature, genetics, morphology, learning or sexual selection.

Due to the geographic isolation of the populations of the Blue Bunting (*Cyanocompsa parellina*) in the lowlands of México (Pacific slope and Gulf slope), and to the phenotypic differences that these populations present, in this study I analyzed the geographic variation in the song throughout its distribution, as well as its relationship with the vegetation, temperature, geographic barriers, and geographic distances. I obtained 54 recordings from different national and international institutions, as well as from independent recorders. From each recording, I selected different vocalizations and measured nine bioacoustics variables (frequency, duration, and shape of the songs and notes). Through a principal components analysis, I obtained seven main components that explained the variation in the songs and notes. Due to a lack of normality in the data, I used the non-parametric statistical test of Kruskal Wallis, which showed significant differences between slopes and between vegetation types for three components of the song and five components for the notes. My results indicate that populations from the Gulf slope emit songs and notes with lower frequencies, and frequency intervals lower than those emitted by populations in the Pacific slope. To analyze whether temperature affects the variation in the song, I conducted a Spearman correlation test, obtaining a positive correlation for individuals from the Pacific slope ( $r \geq 0.40$ ), and an inversely proportional correlation for individuals from the Gulf slope ( $r \geq -0.40$ ). When analyzing if geographic distance influences the variation of the song, my results showed significant differences in the main components of the song ( $r = 0.34$ ,  $p < 0.001$ ) and notes ( $r = 0.12$ ,  $p < 0.001$ ), indicating a greater song variation, while the geographic distances of the populations increases. These results suggest that vicariant isolation does not influence the variation of the song.



## INTRODUCCIÓN

El sonido producido cuando un ave al vocalizar sirve para comunicarse con otros miembros de la misma o diferentes especies (Kroodsma y Byers 1991, Catchpole y Slater 2008). Dicha comunicación tiene diferentes funciones como la defensa de territorio, cortejo, reconocimiento específico, alerta, entre muchas otras, por lo que el canto de las aves es muy importante para su interacción con el entorno (Marler y Tamura 1962, Nottebohm 1969, Koetz et al. 2007, Catchpole y Slater 2008, Bradbury y Vehrencamp 2011). Las vocalizaciones de las aves pueden dividirse en cantos y llamados (Catchpole y Slater 2008). Los cantos tienden a ser largos y complejos, y son producidos por los machos en la temporada reproductiva (Catchpole y Slater 2008). La unidad básica de los cantos son las notas, mismas que pueden ser identificadas en un espectrograma como rastros continuos separados por espacios silenciosos (Marler 1969, Clark et al. 1987, Podos et al. 2004a). Por su parte, los llamados tienden a ser vocalizaciones cortas, simples y producidas por ambos sexos a lo largo del año (Catchpole y Slater 2008).

Los cantos han sido utilizados ampliamente para resolver conflictos en la sistemática de las aves; en las últimas dos décadas, las diferencias entre los cantos han servido para determinar los límites entre especies y entre poblaciones remotas (Payne 1986, Isler et al. 1998, Isler et al. 2007 y Purushotham y Robin 2016). Así mismo, los estudios de los cantos en las aves ofrecen oportunidades potencialmente útiles para las pruebas empíricas de la relación entre la divergencia acústica, el aislamiento reproductivo y la especiación (Irwin et al. 2001, Lachlan y Servedio 2004, Podos y Warren 2007, Price 2008). El estudio de la variación del canto ha sido un tema muy estudiado debido a que puede auxiliar en la diagnosis de nuevas especies, identificación de especies en campo y en la estimación de densidades poblacionales, tasas de mortalidad, entre otras (Payne 1986, Tubaro 1999, Isler et al. 2007, La y Nudds 2016). Por ejemplo, Pacheco y Lozada (2014) analizaron el canto de *Hylophilus flaviceps* en tres regiones de Colombia y observaron una diferencia acústica de dos regiones con respecto a una tercera. En otro estudio Brooke y Rowe (1996) distinguieron dos poblaciones de *Pterodroma heraldica* con diferencias acústicas consistentes y en combinación con evidencia morfológica y ausencia de flujo génico se consideraron como distintas especies.

## **Factores que promueven la variación acústica**

Si los patrones de variación geográfica en los cantos evolucionaran únicamente como un subproducto accidental de mecanismos de aprendizaje o patrones de dispersión, entonces explicar la formación de dialectos podría ser relativamente sencillo (Podós y Warren 2007). Sin embargo, existen varias hipótesis que explican dicha variación geográfica.

*Selección sexual:* En la selección sexual los machos competirán entre ellos, y el que resulte victorioso obtendrá a la hembra o el territorio de reproducción. También, los machos pueden influir directamente en la elección femenina al producir exhibiciones de cortejo más elaboradas (Catchpole y Slater 2008). Un ejemplo de ello es el canto, el cual sirve como una señal honesta de la calidad individual, por lo que juega un papel importante en la elección de pareja y posterior apareamiento (Kroodsma y Byers 1991, Hoeschele 2010). El surgimiento de diferencias en el canto puede promover el apareamiento selectivo y así conducir al aislamiento reproductivo, generando que la estructura del canto diverja entre poblaciones (Marler 1957, Lanyon 1969, Grant y Grant 1997a y b, Baptista 1975, Baker 2006, Catchpole y Slater 2008, Dingle et al. 2010). En particular, cantos largos o frecuentes y con parámetros estructurales bien definidos (e.g. trinos) brindan información confiable que influye en las interacciones entre individuos (Catchpole y Slater 2008). En un trabajo realizado por Ballentine y colaboradores (2004), con *Melospiza georgiana* identificaron que el intervalo de la frecuencia y la tasa de trinos brinda información a las hembras sobre la calidad de los machos, mostrando que las hembras respondieron a cantos con trinos más rápidos y anchos de banda más amplios. En *Serinus canaria* se observó que los parámetros temporales de sílabas que contenían dos notas específicas provocan niveles altos de solicitud de copulación en las hembras, por lo que estas sílabas brindan una señal honesta de la condición del macho (Vallet et al. 1998).

*Selección ecológica:* La variación en el canto también puede ocurrir debido a las propiedades de transmisión del sonido asociadas con el microclima local y la estructura de la vegetación (Morton 1975, Ryan y Brenowitz 1985, Wiley 1991, Slabbekoorn y Smith 2002a, Tubaro y Lijtmaer 2006). Especies que habitan en hábitats cerrados como selvas tropicales y bosques emiten señales de baja frecuencia, menor intervalo de  $\mu$  frecuencias y con notas más espaciadas que aquellas que habitan en ambientes más abiertos como pastizales o sabanas

(Morton 1975, Ryan y Brenowitz 1985, Wiley 1991, Tubaro y Lijtmaer 2006). Variables como la frecuencia pico, frecuencia máxima y frecuencia mínima han sido útiles para analizar la influencia del hábitat en las señales acústicas (Boncoraglio y Saino 2007). Mediante el estudio de aves neotropicales, Morton (1975) propuso la hipótesis de adaptación acústica, en la cual, las señales son optimizadas para su transmisión a través de un ambiente natural. En otro estudio, Austen y Handford (1991), analizaron 73 cantos de *Zonotrichia leucophrys gambelli* con la finalidad de determinar si la variación acústica estaba asociada a diferencias en el hábitat. Sin embargo, sus resultados no arrojaron diferencias significativas. Por el contrario, Slabbekoorn y Smith (2002a) estudiaron la variación geográfica debida al hábitat en el canto de *Andropadus virens*, observando que éste varía dependiendo del tipo de hábitat en el que se encuentran. Graham et al. (2017) también pusieron a prueba la hipótesis de Morton al analizar la relación entre las propiedades de transmisión del sonido del canto de *Thryophilus rufalbus* y la variación ambiental en tres tipos de selvas tropicales. Sus resultados mostraron diferencias significativas entre las características de transmisión de los elementos del canto en los hábitats estudiados, notando que los machos optimizaron elementos de su canto para mejorar la transmisión en sitios que presentaban mayor ruido. Además, elementos grabados en el bosque de montaña presentaron un rango bajo de frecuencias que sugiere una optimización para la transmisión a través de un hábitat con una vegetación densa.

Las diferencias estructurales en el hábitat pueden afectar la variación vocal debido a que imponen obstáculos en la transmisión del sonido, entre estas características ambientales está la temperatura (Wiley y Richards 1982a; Catchpole y Slater 2008). La transmisión del sonido en frecuencias bajas es más eficiente en climas secos y calientes al presentar menor atenuación ambiental (Wiley y Richards 1982a, Slabbekoorn 2004). Sementeli-Cardoso y Donatelli (2018) analizaron la divergencia vocal entre dos poblaciones de *Batara cinerea* y su relación con las condiciones ambientales, las cuales incluían la temperatura y vegetación, y observaron una correlación entre algunas variables acústicas y la temperatura, indicando una variación en el canto debida a la temperatura ambiental. Además, observaron que variables como la duración del canto y las notas, la frecuencia máxima y la frecuencia pico fueron influenciadas por la temperatura. Kirschel et al. (2009) investigaron si el canto está influenciado por variables ambientales entre las que se encuentran la elevación, el tipo de

vegetación y la temperatura entre otras, ellos encontraron que las variables ambientales influenciaban directamente las frecuencias del canto en *Hylia prasina*.

*Deriva cultural:* En especies que aprenden el canto por imitación, éste puede diversificarse rápidamente a través de la acumulación de errores al copiarlo de un tutor durante la transmisión cultural (Kroodsma 1996, Payne 1996, Catchpole y Slater 2008). Por ejemplo, Lachlan y Slater (2003) realizaron un estudio con *Fringilla coelebs* analizando qué tan acertado es el aprendizaje del canto de nuevos individuos y de dónde proviene este canto aprendido. Ellos observaron que existen errores durante el aprendizaje, aunque no de gran magnitud. Sin embargo, las diferencias acústicas pueden preceder a los procesos genéticos, siendo un buen indicador de especiación incipiente, actuando como un mecanismo precigótico de aislamiento (Grant y Grant 1996, Grant y Grant 1997a, Irwin 2000, Slabbekoorn y Smith 2002a, Lailo 2010, Weir y Wheatcroft 2011). Evidencia experimental sugiere que el aprendizaje del canto puede ser guiado por mecanismos perceptuales, transmitidos genéticamente, denominados predisposiciones genéticas, mismas que pueden llegar a imponer límites más allá de los cuales los cantos ya no son reconocidos (Lachlan y Servedio 2004).

*Aislamiento geográfico:* Al igual que los genes, la transmisión de cantos entre individuos de dos poblaciones puede verse afectada por el aislamiento geográfico (Lynch 1996, Baker et al. 2006, Koetz et al. 2007). Esto puede deberse a aislamiento por distancia, el cual ocurre debido a la acumulación de pequeñas diferencias a lo largo de su distribución y se esperaría que las diferencias en las vocalizaciones sean mayores a medida que aumenta la distancia geográfica (Slatkin 1993, Cavalli-Sforza 2000). O bien, debido a una barrera la cual puede ser geográfica, ecológica o reproductiva. Bajo este modelo, se esperaría que la variación en el canto sea mayor en poblaciones que han permanecido aisladas un mayor tiempo, independientemente de la distancia entre ellas (Koetz et al. 2007, Purushotham y Robin 2016). Las barreras aíslan poblaciones favoreciendo que nuevos elementos en el canto se acumulen en las poblaciones y debido a que en numerosas especies el canto es aprendido, con el tiempo se genera variación en el canto (Payne 1996, Catchpole y Slater 2008). Un ejemplo que analiza estos dos aspectos es el realizado por Koetz et al. (2007), quienes estudiaron si la variación en el canto de *Orthonyx spaldingii* se debe a aislamiento que originó

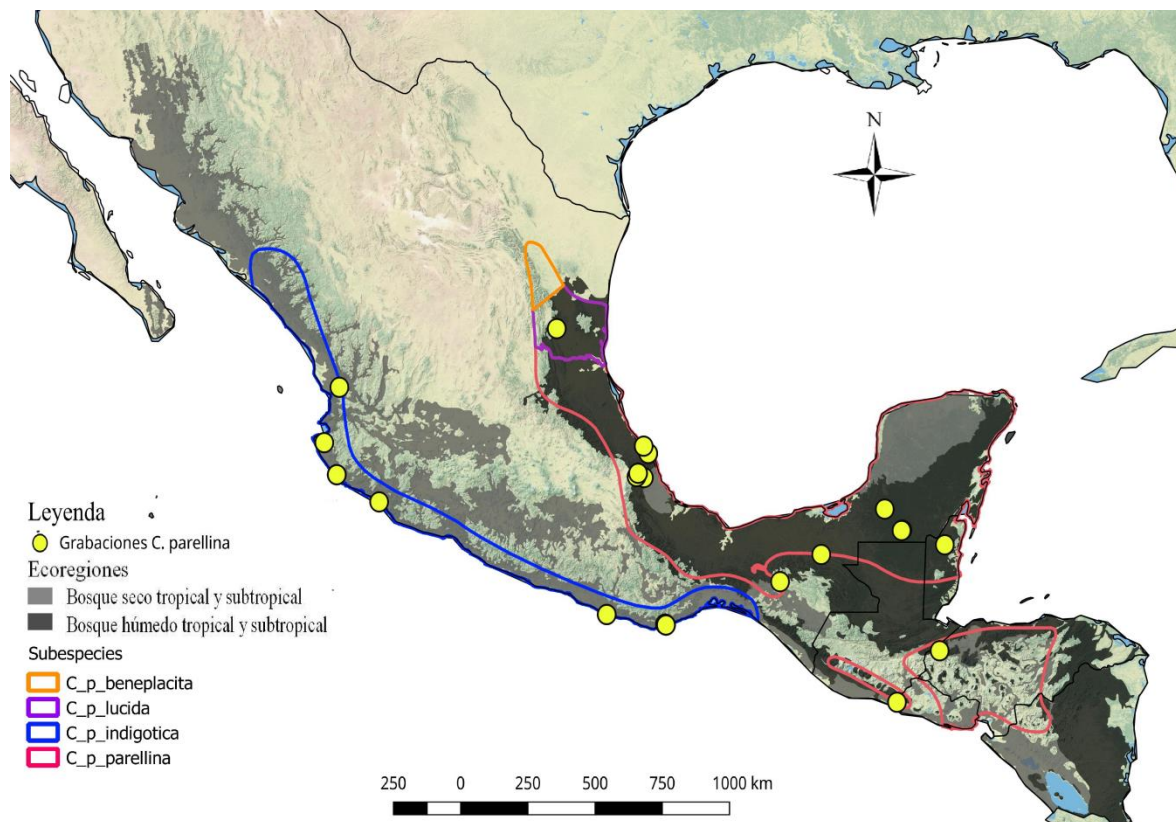
variación geográfica a gran escala, o es el resultado de la influencia de aislamiento por distancia. Ellos encontraron que las características espectrales del canto fueron influenciadas por un aislamiento geográfico de las poblaciones. En el trabajo realizado por Sosa-López et al. (2013) encontraron variación genética, morfológica y acústica en tres grupos de *Campylorhynchus rufinucha* producto del aislamiento geográfico que generó el Istmo de Tehuantepec. Y González et al. (2011) también documentaron la existencia de tres grupos diferenciados genéticamente, sin flujo génico en *Campylopterus curvipennis* aparentemente como resultado del aislamiento generado por el Istmo de Tehuantepec en sus poblaciones.

*Morfología:* Otro factor que también influye en el canto de las aves es el tamaño del cuerpo, el cual se encuentra correlacionado con la morfología del pico (Palacios y Tubaro 200). Ambos restringen parámetros temporales y espectrales del canto, particularmente el ritmo al que se producen las notas, la frecuencia pico, la frecuencia dominante, así como el intervalo de la frecuencia del canto (Podos et al. 2004b, Huber y Podos 2006, Koetz et al. 2007). Por ejemplo, Podos (2001) puso a prueba esta teoría al estudiar los pinzones de Darwin de las Islas Galápagos, encontrando que aves con picos y cuerpos más grandes presentan bajos rangos de repetición de silabas (trinos), y emiten cantos con menores intervalos en la frecuencia. En un estudio similar García y Tubaro (2018) analizaron la variación vocal de 13 especies del clado “azul” de la familia *Cardinalidae*, encontrando frecuencias más bajas y una tasa de notas menor cuando las aves presentaban cuerpos y picos grandes. Finalmente, en el trabajo realizado por Huber y Podos (2006) al analizar la relación de la morfología del pico con las características del canto de una población de *Geopiza fortis* encontraron que las frecuencias mínimas y máximas y el intervalo de frecuencia eran más bajos en comparación con otras poblaciones que poseen picos de menores dimensiones.

### **Taxón de estudio**

El Colorín Azul-negro es una especie endémica a Mesoamérica, que se distribuye a lo largo de las vertientes del Pacífico y el Atlántico, desde Sinaloa y Nuevo León en México, hasta el norte de Nicaragua (Fig. 1). Mide de 13 – 14 cm de longitud; el macho pesa entre 11 – 24g y la hembra entre 9.8 – 21g. El macho tiene una frente brillante color azul cielo tornándose más azul (azul marino) hacia el resto del cuerpo; al frente y detrás de los ojos presenta un

color negro; azul brillante en las mejillas; la parte superior de las alas es de un azul profundo, rémiges negras y las rectrices de un negro opaco con bordes azules. La garganta, el pecho y el vientre de color azul intenso, a menudo se convierte en azul grisáceo en los flancos inferiores y tarsos de color gris. La hembra presenta un marrón opaco uniforme, más oscuro en las primarias y secundarias, y más cálido en el vientre (Noguera *et al.* 2002, del Hoyo *et al.* 2011; Fig. 2).



**Figura 1.** Distribución de los tipos de vegetación y subespecies de *Cyanocopsa parellina* en ambas vertientes (al oeste el Pacífico y al este el Atlántico). Los puntos amarillos muestran las localidades de las grabaciones obtenidas. Modificado de WWF, 2002. Se utilizó un mapa físico de la Tierra (ESRI, U.S. National Park Service).

Habita en bosques caducifolios, campos de matorral espeso en zonas tropicales y subtropicales, así como bordes de bosques y zonas áridas (Noguera *et al.* 2002; Fig. 2). El canto es un alto y dulce trino de frases claras, comenzando con un par de notas separadas; involucra un ritmo sin pausas desapareciendo hacia el final (Sibley 2000). De acuerdo con del Hoyo *et al.* (2011) se reconocen cuatro subespecies (Fig. 1):

- *C. p. indigotica* (Ridgway 1887). Desde el Centro de Sinaloa al extremo Suroeste de Chiapas.
- *C. p. beneplacita* (Bangs 1915). Nuevo León y extremo Este de Tamaulipas.
- *C. p. lucida* (Sutton y Burleigh 1939). Sur de Tamaulipas
- *C. p. parellina* (Bonaparte 1850). En México desde Veracruz a la península de Yucatán hasta el Noroeste de Nicaragua.



**Figura 2.** Fotos de *Cyanocompsa parellina*. A la izquierda el macho y a la derecha la hembra (Fotos tomadas por: Roy, L. 2014 y Platt, H. 2008).

## JUSTIFICACIÓN

Las poblaciones de *Cyanocompsa parellina* presentan aislamiento geográfico al habitar una en la vertiente del Pacífico y otra en la del Atlántico, además, las vertientes presentan distintos tipos de vegetación y promedios de temperatura específicos. En este trabajo analizo las vocalizaciones de las distintas poblaciones del Colorín Azulnegro con el fin de averiguar si existe variación en el canto y en las notas entre las dos vertientes y su posible explicación bajo distintos factores que influyen en el canto, en particular el tipo de vegetación, la temperatura, el aislamiento por distancia o por barreras geográficas. Si los diferentes tipos del hábitat influyen en la variación del canto y notas de las poblaciones se esperaría variación en el canto entre las vertientes debida al tipo de vegetación de cada una de ellas. Por otra parte, si la temperatura es la que influye en la variación de sus cantos, entonces se esperaría que en climas secos los cantos y notas tengan frecuencias más bajas en comparación con las poblaciones de zonas más húmedas y templadas. O bien, si la variación en el canto se debe a un aislamiento por distancia, entonces se esperaría una mayor variación del canto y notas en poblaciones que presenten una mayor distancia geográfica. En cambio, si un aislamiento vicariante es el responsable de la variación, entonces se esperaría una diferenciación en cantos y notas entre poblaciones, independientemente de la distancia que las separe. Finalmente, este trabajo pretende brindar más información sobre la variación acústica en las aves, sus posibles causas y los factores que generan variación entre las poblaciones.



## OBJETIVOS

Objetivo general:

- Analizar si existe variación en las notas y el canto de *Cyanocompsa parellina* a lo largo de su distribución debida a la vegetación, temperatura y aislamiento geográfico

Objetivos particulares:

- Comparar las vocalizaciones de *C. parellina* entre las vertientes del Atlántico y del Pacífico.
- Analizar la relación entre la variación del canto de *C. parellina* y el tipo de vegetación entre vertientes.
- Analizar la posible correlación entre la variación del canto de *C. parellina* y la temperatura ambiental.
- Analizar si la variación en el canto de *C. parellina* se debe a una barrera geográfica o al aislamiento por distancia.

## MÉTODO

- **Colecta de Datos**

Para tener una mayor representación geográfica de los cantos de *C. parellina* se recurrió a dos métodos de colecta de información; 1) Grabaciones directamente en campo o grabaciones focales de la especie en el Istmo de Tehuantepec y 2) Grabaciones previas provenientes de bibliotecas de sonidos naturales nacionales e internacionales.

1) *Trabajo de campo*: Consistió en realizar dos salidas durante los días 22 de marzo al 4 abril de 2018 y del 15 al 29 de junio del 2018 al Rancho “La Llovizna”, ejido la Venta, Municipio de Juchitán de Zaragoza, Oaxaca. Las grabaciones focales se realizaron utilizando una grabadora digital Fostex modelo FR-2LE y un micrófono tipo “shotgun” marca Sennheiser modelo ME 67. También se grabó de manera pasiva empleando dos sistemas autónomos de grabación (Song Meter modelo SM2+, Wildlife acoustics). Se utilizó una tasa de muestreo de 44.1 kHz con una resolución de 16 bits, en formato WAV (wave) y se almacenaron en tarjetas de memoria Kingston CF de 4 Gb para la grabadora Fostex y tarjetas de memoria Kingston SD de 8, 16 y 32 Gb para las grabadoras SM2. Las grabaciones focales se realizaron a lo largo de transectos para evitar duplicar las grabaciones de un mismo individuo. Los horarios de grabación fueron de las 6:00 a 11:00 y de 16:00 a 19:00 horas. En el caso de las grabadoras autónomas se colocaron en sitios donde se observó una mayor actividad de aves. Los dos micrófonos presentes en cada grabadora se colocaron en distintas direcciones para incrementar el número de individuos grabados. Las grabadoras ambientales fueron programadas para activarse en horarios de las 5:00 a las 11:00 y de 16:00 a las 19:00 horas, grabando cada 30 minutos por una duración de 15 minutos. Cada cuatro días fueron movidas a un nuevo sitio para maximizar el área muestreada y aumentar el número de individuos grabados.

2) *Bibliotecas digitales de sonidos de aves*: Para recolectar el mayor número posible de grabaciones de *C. parellina* se contactó con grabadores independientes, así como distintas colecciones de cantos en México y EUA. En total se obtuvieron 53 grabaciones correspondientes a 11 localidades (Tabla 1).

**Tabla 1.** Colecciones bioacústicas de las cuales se recopilaron las grabaciones de *Cyanocopsa parellina*. Se muestra el número de grabaciones analizadas en el trabajo, los estados o países en donde se realizaron las grabaciones y la vertiente a la que corresponden las grabaciones.

<b>Institución</b>	<b>Iniciales</b>	<b>Localidades</b>	<b>Número de grabaciones</b>	<b>Vertiente</b>
<b>Museo de Zoología, Facultad de Ciencias, UNAM</b>	MZFC	Jalisco, Nayarit, Oaxaca, Veracruz	28	Atlántico y Pacífico
<b>Biblioteca de Sonidos de las Aves de México del Instituto de Ecología, A.C.</b>	BISAM	Campeche, Veracruz	13	Atlántico
<b>Macaulay Library of Natural Sounds, Laboratorio Cornell de Ornitología</b>	Macaulay	Tamaulipas, Colima, Jalisco, Campeche, Chiapas, El Salvador, Veracruz	8	Atlántico y Pacífico
<b>Florida Museum of Natural History</b>	FLMNH	Tamaulipas, Chiapas	2	Atlántico y Pacífico
<b>Grabadores independientes</b>	GI	Belize, Chiapas	2	Atlántico y Pacífico

En el caso de las grabaciones pasivas realizadas en el estado de Oaxaca se analizaron utilizando los programas MatLab 7.10.0 (R2010a; Mathworks inc.) y la extensión XBAT R9 (2014; Cornell University) debido a que estas presentan una mayor duración que las grabaciones activas y la identificación de cantos de la especie es más rápida.

- **Análisis de las vocalizaciones y variables bioacústicas**

Se seleccionaron para el análisis grabaciones con alta proporción señal/ruido (bajo ruido de fondo y energía alta de las señales de interés) utilizando el programa Ocenaudio 3.4.5. Debido a que las grabaciones provienen de distintas fuentes, todas las grabaciones fueron estandarizadas a una tasa de muestreo de 44.1 kHz /16 bits en el programa Ocenaudio 3.4.5 (<http://www.ocenaudio.com>). Las grabaciones con parámetros inferiores a estos fueron desechadas. Previo a la medición de los parámetros acústicos, los cantos y notas fueron seleccionados usando el programa Raven Pro 1.5 (<http://www.birds.cornell.edu>) y posteriormente fueron importados a R (Core Team 2018) con usando el paquete Raven (Araya-Salas 2017).

Las grabaciones seleccionadas fueron medidas en R con la función “*specan*” del paquete *warbleR* (Araya-Salas y Vidaurre 2017), usando una ventana tipo Hanning, con resolución de 11.6ms, una FFT de 512 muestras y traslape del 50%). Debido a que existen varios métodos para medir la estructura de una señal acústica, el paquete *warbleR* ofrece la función “*compare.methods*” para elegir el método más apropiado (Araya-Salas y Vidaurre 2017). Dicha función toma aleatoriamente una muestra de las selecciones y realiza comparaciones entre cuatro métodos *SP* (parámetros espectrales), *XCORR* (correlación cruzada), *dfDTW* (cambio dinámico en el tiempo de la frecuencia dominante) y *ffDTW* (cambio dinámico en el tiempo de la frecuencia fundamental), brindando imágenes en las cuales se pueden ver los valores de correlación entre una selección con otra, lo que permite elegir el método que mida la estructura de la señal de una manera más adecuada.

Se midieron 9 variables espectro temporales para notas y cantos (Tabla 2), que pueden brindar información sobre la influencia de aspectos morfológicos, ecológicos, genéticos, de selección sexual y aprendizaje que influyen en la modificación de las señales acústicas (Morton 1975, Lachlan y Slater 1999, Podos 2001 Price et al. 2002, García y Tubaro 2018). Dichas medidas se realizaron utilizando la función “*specan*” del paquete *WarbleR* (Araya-Salas y Vidaurre 2017).

**Tabla 2.** Descripción de las variables medidas por la función “*specan*” del paquete *warbleR*.

Variable	Descripción
Duración	Duración de la señal (s)
Meanfreq	Frecuencia media. Promedio ponderado de frecuencia por amplitud (kHz)
Entropy	Entropía espectral. Producto de la entropía espectral y del tiempo.
Meandom	Promedio de la frecuencia dominante medida a través de la señal acústica
Dfrange	Intervalo de la frecuencia dominante medida a través de la señal acústica.
Modindx	Índice de modulación. Calculado como la diferencia absoluta acumulativa entre mediciones adyacentes de frecuencias dominantes dividida por el intervalo de frecuencia dominante. Un valor de 1 significa que la señal no es modulada
Stardom	Frecuencia dominante medida al inicio de la señal
Enddom	Frecuencia dominante medida al final de la señal
Meanpeakf	Frecuencia pico media. Frecuencia con la mayor energía de la media del espectrograma.

- **Variación en el canto y notas de *C. parellina***

Con los datos obtenidos tanto para cantos como para notas se realizaron análisis exploratorios mediante diagramas de caja y bigote con el fin de representar y explorar de manera gráfica los datos obtenidos. Además, se realizaron pruebas de normalidad (Pearson's chi-squared test y Shapiro–Wilk test) para evaluar la presencia de datos anormales y eliminarlos (Zuur et al. 2007, Diaz 2009). Los datos no presentaron una distribución normal después de que se les realizó una transformación con logaritmo natural y debido a ello se decidió utilizar pruebas estadísticas no paramétricas.

Se realizó un análisis de componentes principales (PCA) para reducir el número de dimensiones de la información, explicando la variación en un menor número de variables (Johnson y Wichern 2007, Zuur et al. 2007). Se utilizaron los eigenvalores y variación acumulativa para elegir el número de componentes principales para realizar las pruebas estadísticas (Zuur et al. 2007, Sosa-López et al. 2013). Para determinar si existen diferencias estadísticamente significativas entre los cantos y notas de los linajes de las vertientes Pacífico y Atlántico, se realizaron pruebas de Kruskal Wallis, las cuales compararon la información de las variables bioacústicas de cantos o notas agrupadas en los componentes principales entre las poblaciones del Atlántico y Pacífico.

- **Variación en el canto y notas por el tipo de vegetación**

Para determinar la relación entre el tipo de vegetación y la variación en el canto se realizaron pruebas de Kruskal Wallis empleando los componentes principales y considerando el tipo de vegetación para cada selección (cantos o notas). Los tipos de vegetación se obtuvieron de acuerdo al mapa de ecorregiones de la World Wild Foundation (Olson et al. 2004, Fig. 2) y utilizando las coordenadas geográficas de la localidad de cada grabación utilizando el programa QGIS 2.18.13 (QGIS Development Team, 2009).

- **Variación en el canto y notas debido a la temperatura del ambiente**

Para analizar si la temperatura influye en la variación del canto *C. parellina* se realizó un análisis de correlación de Spearman, el cual mide el grado de asociación entre dos variables dependientes una de otra (Pedroza y Dicovskyi 2007). Para obtener los datos de temperatura

se utilizaron tres capas climáticas de temperatura de WorldClim (Hijmans et al. 2005): Temperatura media anual (Bio1); Rango diurno promedio de la temperatura (Bio2); y Temperatura media del cuarto del año más húmedo (Bio8). Se extrajeron los valores para cada una de las coordenadas geográficas de cada selección (notas o cantos) usando el programa QGIS 2.18.13 (QGIS Development Team, 2009). Para hacer la correlación se utilizaron los componentes principales del canto o notas y para cada una de las tres variables bioclimáticas.

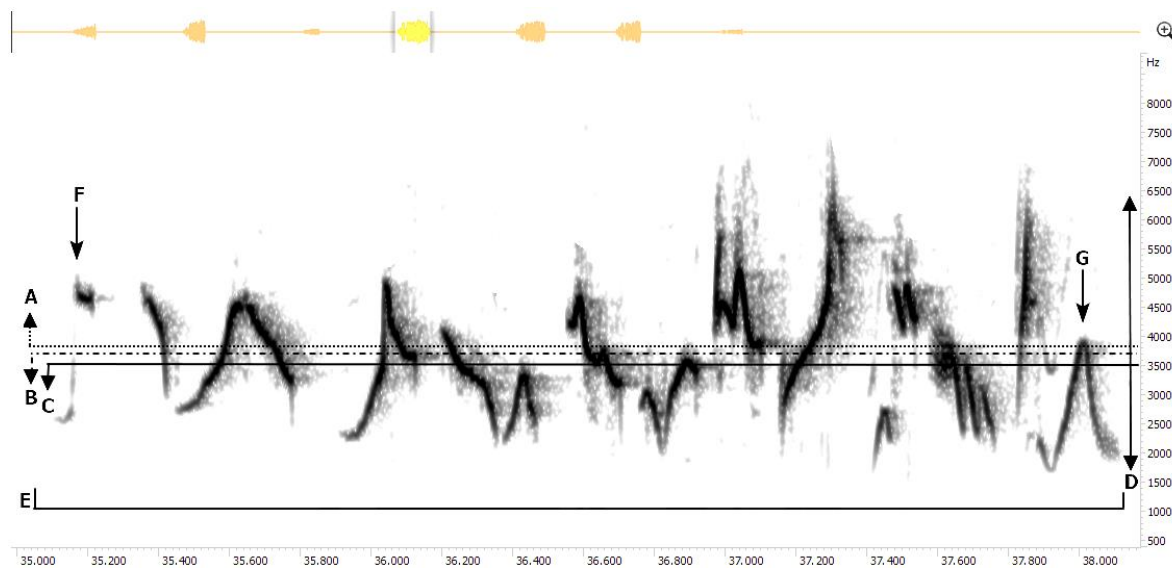
- **Variación en el canto y notas debido al aislamiento geográfico**

Para determinar si la variación en el canto se debe a un efecto de aislamiento por distancia o a diferencias entre poblaciones divididas por barreras geográficas se realizaron dos análisis. Primero se implementó una Prueba de Mantel, la cual identifica si existe una correlación entre los elementos de dos matrices, en este caso una matriz de distancia (disimilitud) entre cantos y otra de distancia geográfica (Zuur 2007). Adicionalmente, para identificar la posible existencia de barreras geográficas se empleó el algoritmo Monmonier. El algoritmo de Monmonier encuentra los sitios asociados a la mayor tasa de cambio dada una medida de distancia (p. ej. genética, morfológica o acústica), ubicados en una red geométrica que conecta todas las localidades de muestreo e identifica las áreas que podrían representar barreras entre poblaciones (Dupanloup et al. 2002; Manni et al. 2004). Se utilizaron los componentes principales del canto o notas y las coordenadas geográficas de las localidades para realizar la prueba de Mantel y el análisis de identificación de barreras.

## RESULTADOS

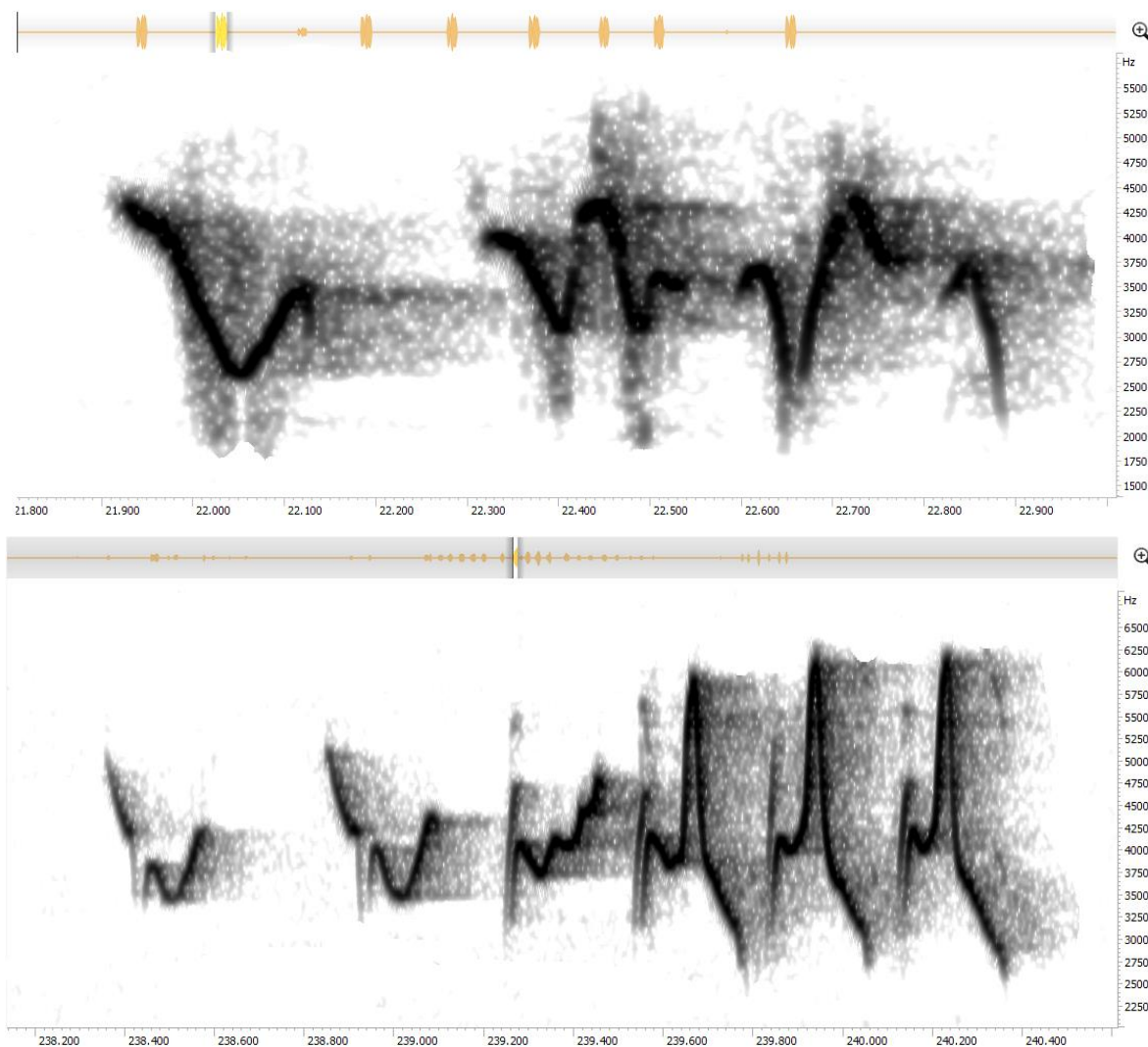
Se obtuvieron 9 grabaciones de cantos *C. parrellina* provenientes de la colección Macaulay Library of Natural Sounds, del Laboratorio de Ornitología de la Universidad de Cornell, USA; 12 cantos de la Biblioteca de Sonidos de Aves de México del Instituto de Ecología, Xalapa, Veracruz, México; 28 cantos del Museo de Zoología, Facultad de Ciencias, UNAM; 2 cantos del Florida Museum of Natural History, Universidad de Florida, USA; y 2 cantos de grabadores independientes contactados mediante xeno-canto.org. Durante las salidas al campo no se observó ni grabó ningún individuo en las localidades de muestreo.

Se obtuvieron un total de 183 selecciones de cantos y 855 selecciones de notas de *C. parrellina* posterior a la eliminación de cantos y notas atípicas al visualizarlas en los diagramas de caja y bigote. De los cuatro métodos utilizados para la medición de variables bioacústicas (*SP*, *XCORR*, *dfDTW* y *ffDTW*), el método que mejor se ajustó a las selecciones del canto y notas de *C. parrellina* fue *SP* (parámetros espectrales, Tabla 2) por lo que se midieron nueve variables bioacústicas (Fig. 3).



**Figura 3.** Espectrograma (en kHz y segundos) y oscilograma (en la parte superior, en decibeles y segundos) del canto de *Cyanocopsa parrellina*, el cual muestra siete variables bioacústicas de las nueve medidas: (A) Meanfreq; (B) Meandom; (C) Meanpeak; (D) Dfrange; (E); Duration; (F); Stardom y (G) Enddom. El recuadro muestra una nota del canto, de las cuales se obtuvieron las mismas medidas. Obtenido con Ocenaudio 3.4.5.

Las selecciones de cantos y notas se agruparon según la vertiente en la que fueron grabadas (Atlántico o Pacífico; Fig. 4 y 5) y se plasmaron en un catálogo utilizando la función “*catalog*” del paquete de R warbleR (Anexo 2 y 3).



**Figura 4.** Espectrogramas (en kHz y segundos) y oscilogramas (en decibeles y segundos) de los cantos de individuos de *Cyanocompsa parellina* que se encuentra en la vertiente del Atlántico (en la parte superior) y Pacífico (en la parte superior). Obtenido con Ocenaudio 3.4.5.

Se obtuvieron siete componentes principales que explican el 97% de la variación del canto de *C. parellina* (Tabla 3). En el caso de las notas también se obtuvieron siete componentes que explican el 96 % de la variación en las notas (Tabla 4). Se puede observar que, en siete componentes principales del canto y notas, una o dos variables son las que aportan mayor información a ese componente.



**Tabla 3.** Componentes principales del canto de *Cyanocopsa parellina*, así como la variación acumulativa de cada componente entre paréntesis. Las variables bioacústicas que contribuyen más a cada componente principal se denotan con un asterisco.

VARIABLES ACÚSTICAS	CP1 (0.43)	CP2 (0. 60)	CP3 (0.72)	CP4 (0.81)	CP5 (0.87)	CP6 (0.93)	CP7 (0.97)
Entropía	0.40	-0.23	0.22	-0.29	0.34	0.02	-0.42
Frecuencia promedio	0.43*	0.33	0.05	-0.06	-0.04	-0.13	-0.33
Frecuencia dominante promedio	0.44*	0.31	-0.02	-0.02	-0.08	-0.08	-0.19
Frecuencia pico promedio	0.37	0.23	0.17	0.26	0.18	-0.44	0.61*
Rango de la frecuencia dominante	0.31	-0.30	0.06	-0.46*	-0.49*	0.21	0.49
Duración	0.21	-0.52*	0.38	0.15	0.58*	0.11	0.01
Inicio de la frecuencia dominante	0.33	0.08	-0.27	0.51*	-0.03	0.71*	0.06
Índice de modulación	0.15	-0.54*	-0.32	0.44	-0.38	-0.44	-0.17
Final de la frecuencia dominante	0.17	-0.09	-0.76*	-0.36	0.47	-0.08	0.09

**Tabla 4.** Componentes principales del canto de *Cyanocopsa parellina*, así como la variación acumulativa de cada componente entre paréntesis. Las variables bioacústicas que contribuyen más a cada componente principal se denotan con un asterisco.

VARIABLES ACÚSTICAS	CP1 (0.35)	CP2 (0.55)	CP3 (0.68)	CP4 (0.79)	CP5 (0.86)	CP6 (0.92)	CP7 (0.96)
Entropía	-0.13	0.46	-0.59*	0.09	-0.24	0.10	0.06
Frecuencia promedio	0.47*	0.23	-0.07	0.11	0.16	0.19	0.46
Frecuencia dominante promedio	0.51*	0.08	0.03	-0.08	0.03	0.08	0.40
Frecuencia pico promedio	0.45*	0.06	0.03	-0.05	0.001	0.53*	0.69*
Rango de la frecuencia dominante	-0.09	0.62*	-0.23	-0.16	0.33	-.022	-0.23
Duración	-0.08	0.41	0.63*	-0.24	0.31	-0.08	0.01
Inicio de la frecuencia dominante	0.35	0.06	0.01	-0.50	-0.57*	-0.48	-0.09
Índice de modulación	-0.20	0.38	0.40	0.27	-0.60*	0.30	0.09
Final de la frecuencia dominante	0.30	0.09	0.11	0.74*	0.01	-0.51*	-0.22

### Variación en el canto de *C. parellina*

La prueba de Kruskal-Wallis indica que existe una diferencia significativa entre las vertientes, por lo que el canto y las notas de las poblaciones del Atlántico son distintas que las emitidas por las poblaciones del Pacífico (Tabla 5).

El canto de *C. parellina* presenta diferencias significativas en tres de los siete componentes principales, los cuales agrupan las variables bioacústicas de: (CP1) Frecuencia promedio y Frecuencia dominante promedio; (CP3) Final de la frecuencia dominante; (CP4) Rango de la frecuencia dominante e Inicio de la frecuencia dominante. Los resultados del análisis de notas indican diferencias significativas en cinco componentes principales de siete, los cuales agrupan las variables bioacústicas: (CP1) Frecuencia promedio, Frecuencia dominante promedio y Frecuencia pico promedio; (CP2) Rango de la frecuencia dominante; (CP4) Final de la frecuencia dominante; (CP5) Inicio de la frecuencia dominante e Índice de modulación; (CP7) Frecuencia pico promedio.

**Tabla 5.** Diferencias en los componentes principales del canto y notas de *Cyanocompsa parellina* entre las vertientes (Atlántico y Pacífico). Los valores en negritas son significativos,  $\alpha=0.05$ .

Notas		Canto	
Componente principal	Valor de significancia	Componente principal	Valor de significancia
CP1	<b>0.001*</b>	CP1	<b>0.001*</b>
CP2	<b>0.001*</b>	CP2	0.630
CP3	0.537	CP3	<b>0.008</b>
CP4	<b>0.001*</b>	CP4	<b>0.018</b>
CP5	<b>0.004</b>	CP5	0.140
CP6	0.051	CP6	0.925
CP7	<b>0.001*</b>	CP7	0.333

\* $P \leq 0.001$

### Variación en el canto y notas por el tipo de vegetación

Los resultados de la prueba de Kruskal-Wallis indicaron variación en el canto y en las notas en función del tipo de vegetación presente. En el canto la variación está dada tres componentes principales y en las notas por cinco componentes principales, los mismos componentes principales que presentan diferencias significativas al ser analizados entre vertientes (Tabla 5).

El canto de poblaciones asociadas a un tipo de vegetación seco húmedo tropical y subtropical que habitan en la vertiente del Pacífico presentan frecuencias altas al inicio de la vocalización y durante todo el canto, con intervalos de frecuencia más amplios que los emitidos por poblaciones asociadas a un tipo de vegetación húmedo tropical y subtropical.

En el caso de las notas, las poblaciones asociadas a climas más secos que habitan en la vertiente del Pacífico presentan frecuencias altas al inicio de las notas y durante toda la duración de la nota, con frecuencias pico más altas y también presentan anchos de banda más amplios que las notas emitidas por poblaciones en climas más húmedos.

**Tabla 6.** Diferencias en los componentes principales del canto y notas de *Cyanocompsa parellina* entre los tipos de vegetación (Bosque húmedo tropical y subtropical y Bosque seco tropical y subtropical). Los valores en negritas son significativos,  $\alpha=0.05$ .

Notas		Canto	
Componente principal	Valor de significancia	Componente principal	Valor de significancia
CP1	<b>0.001*</b>	CP1	<b>0.001*</b>
CP2	<b>0.001*</b>	CP2	0.324
CP3	0.562	CP3	<b>0.002</b>
CP4	<b>0.001*</b>	CP4	<b>0.021</b>
CP5	<b>0.005</b>	CP5	0.294
CP6	0.088	CP6	0.930
CP7	<b>0.001*</b>	CP7	0.474

\* $P \leq 0.001$

### Variación en el canto explicada por la temperatura del ambiente:

Se encontraron correlaciones negativas entre dos componentes principales de cantos (CP1 y CP4) y las tres variables climáticas para las poblaciones que habitan en la vertiente del Atlántico (Tabla 7). Lo que sugiere que en temperaturas altas las frecuencias bajas serán las que predominarán en el canto. Mientras que en poblaciones asociadas a la vertiente del Pacífico las correlaciones positivas dominaron, encontrándose en dos de los componentes principales (CP1 y CP2) para las tres variables climáticas (Tabla 7), lo que sugiere que al aumentar la temperatura también aumenta la frecuencia de sus cantos.

Al analizar el efecto de la temperatura sobre las notas se encontraron correlaciones positivas entre un componente principal (CP1) y las tres variables climáticas de poblaciones que habitan en la vertiente del Pacífico (Tabla 8). Esto sugiere que las notas son emitidas a frecuencias más altas cuando el ambiente presenta temperaturas altas.

**Tabla 7.** Valores de correlación de Spearman de los componentes principales del canto con las variables climáticas resultantes del análisis “VIF” para poblaciones de Atlántico y del Pacífico. Valores superiores a  $\pm 0.40$  en negritas.

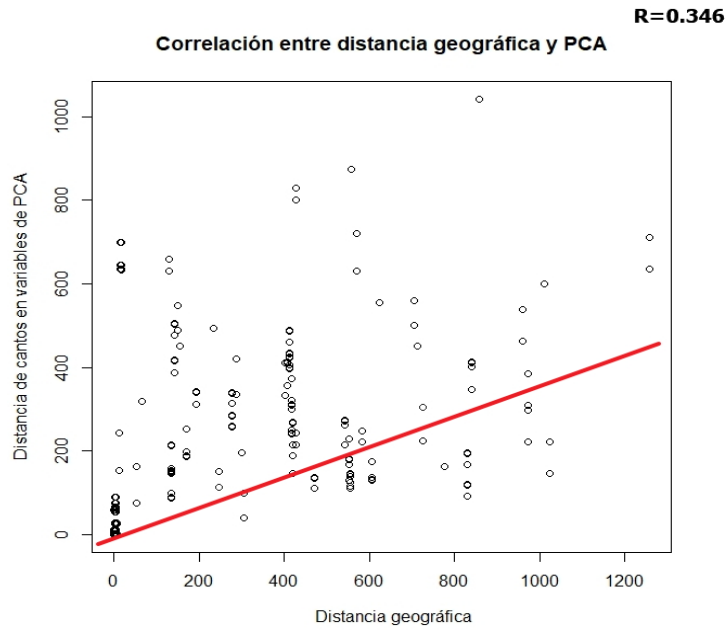
Pacífico				Atlántico			
Componente principal	Bio 1	Bio 2	Bio 8	Componente principal	Bio 1	Bio 2	Bio 8
CP1	<b>r = 0.64</b>	<b>r = 0.62</b>	<b>r = 0.66</b>	CP1	<b>r = -0.41</b>	<b>r = -0.46</b>	r = -0.38
CP2	<b>r = 0.45</b>	<b>r = 0.54</b>	<b>r = 0.5</b>	CP2	r = -0.22	r = -0.05	r = -0.18
CP3	r = -0.16	r = -0.16	r = -0.13	CP3	r = 0	r = 0.05	r = -0.01
CP4	r = 0.13	r = 0.02	r = 0.09	CP4	<b>r = -0.45</b>	r = -0.3	<b>r = -0.44</b>
CP5	r = 0.07	r = 0.08	r = 0.08	CP5	r = -0.33	r = -0.26	r = -0.33
CP6	r = 0.03	r = -0.01	r = 0.02	CP6	r = -0.34	r = -0.22	r = -0.33
CP7	r = -0.01	r = -0.14	r = -0.06	CP6	r = 0.13	r = 0.13	r = 0.15

**Tabla 8.** Valores de correlación de Spearman de los componentes principales de las notas con las variables climáticas resultantes del análisis “VIF” para poblaciones de Atlántico y del Pacífico. Valores superiores a  $\pm 0.40$  en negritas.

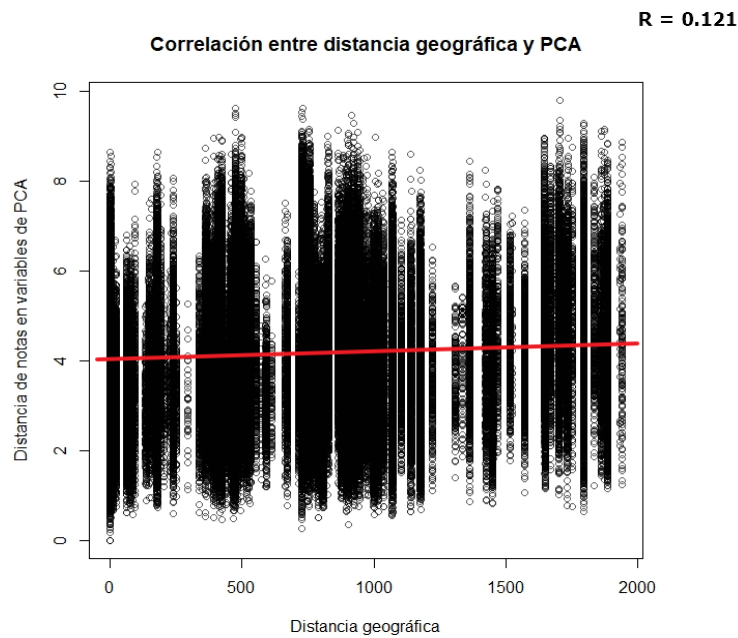
Pacífico				Atlántico			
Componente principal	Bio 1	Bio 2	Bio 8	Componente principal	Bio 1	Bio 2	Bio 8
CP1	<b>r = 0.48</b>	<b>r = 0.48</b>	<b>r = 0.45</b>	CP1	r = -0.28	r = -0.28	r = -0.19
CP2	r = 0.01	r = 0.01	r = 0.01	CP2	r = 0.06	r = -0.06	r = 0.02
CP3	r = 0.02	r = 0.09	r = 0.04	CP3	r = -0.06	r = -0.06	r = -0.08
CP4	r = -0.04	r = 0	r = 0.01	CP4	r = 0.06	r = 0.02	r = 0.01
CP5	r = 0.07	r = 0.11	r = 0.09	CP5	r = 0.04	r = 0.04	r = 0.02
CP6	r = 0.05	r = 0.05	r = 0.06	CP6	r = 0.01	r = -0.03	r = -0.02
CP7	r = 0.15	r = 0.13	r = 0.17	CP7	r = -0.02	r = -0.01	r = -0.03

### Variación en el canto y notas debida al aislamiento geográfico

La prueba de Mantel mostró diferencias significativas en los siete componentes principales del canto y notas (Fig. 5 y 6) sugiriendo que la distancia geográfica afecta la variación de las notas y los cantos.



**Figura 5.** Relación entre la distancia geográfica y la distancia acústica del canto de *Cyanocopsa parellina* (Prueba de Mantel  $r = 0.121$ ,  $p < 0.001$ )



**Figura 6.** Relación entre la distancia geográfica y la distancia acústica de las notas de *Cyanocopsa parellina* (Prueba de Mantel  $r = 0.346$ ,  $p < 0.001$ )

El análisis de identificación de barreras no concuerda con la presencia de posibles barreras geográficas, sugiriendo que la variación no es debida a barreras geográficas que entre las poblaciones.

## DISCUSIÓN

Mis resultados confirmaron la existencia de variación geográfica en los cantos y notas de *C. parellina*. Sin embargo, el tamaño de muestra no fue lo suficientemente grande como para realizar análisis a mayor detalle sobre la posible variación entre las poblaciones presentes en cada vertiente. A pesar de ello, los resultados obtenidos amplían el conocimiento sobre la variación geográfica en los cantos de las aves y en particular para *C. parellina* y los factores que ayudan a explicar su variación.

### **Variación en el canto y notas de *C. parellina***

El canto de *C. parellina* presentó diferencias significativas en tres componentes principales de los siete medidos (Tabla 5), indicando variación entre las poblaciones de ambas vertientes en parámetros acústicos de frecuencia. Existen diversos factores que pueden promover esta diversidad vocal, como son el hábitat, el aprendizaje vocal, las condiciones ambientales, la morfología, la distancia geográfica, los factores genéticos o la selección sexual (Marlen y Tamura 1964, Morton 1975, Irwin et al. 2001, Podos et al. 2004, Koetz et al. 2007, Catchpole y Slater, 2008, Graham 2017). Las variables bioacústicas que no presentaron diferencias significativas fueron la entropía, la duración, la frecuencia dominante al inicio del canto, la frecuencia pico promedio y el índice de modulación. Esto indica que la duración del canto es muy similar entre las poblaciones de ambas vertientes. El índice de modulación indica el cambio en la forma del canto. Por ejemplo, si el canto presenta cambios repentinos en la frecuencia de la señal, su índice de modulación será alto (Wiley y Richards 1978b). La entropía indica la distribución de la energía en la vocalización, siendo un tono puro (sonido con una frecuencia constante a lo largo del canto) equivalente a cero entropía, mientras que sonidos ambientales como ríos, lluvia, viento, algunos cantos y llamados de aves presenten una mayor entropía (Marler 2004). El hecho que el índice de modulación y la entropía no presentaron diferencias significativas entre las poblaciones de las vertientes indica que los cantos en las vertientes tienen similares índices de modulación y tienden a presentar cambios en su frecuencia similares. Ambas variables miden aspectos de la forma de los cantos y no mostraron diferencias significativas entre vertientes. Los resultados indican una variación en la frecuencia del canto de *C. parellina* en las vertientes del Pacífico y el Atlántico, pero los cantos son muy similares en forma y duración en estas dos vertientes.

Al analizar las notas del canto, se observaron diferencias significativas en cinco componentes principales de los siete considerados (Tabla 5). Los cinco componentes principales están conformados por siete de las nueve variables bioacústicas analizadas, las variables que no presentaron diferencias significativas fueron la entropía y la duración. Esto indica que las poblaciones del Atlántico presentan notas con frecuencias distintas a las emitidas por poblaciones del Pacífico. Pero al igual que el canto, la distribución de la energía a lo largo las notas y la duración de éstas es muy similar en ambas vertientes.

Los resultados obtenidos sugieren que las poblaciones de ambas vertientes están sujetos a factores similares para la transmisión del sonido, los cuales generan una influencia en el canto que deriva en la adaptación del mismo favoreciendo características similares en ambas vertientes (Catchpole y Slater, 2008).

### **Variación acústica en el canto y notas debida al tipo de vegetación**

Al analizar si la variación del canto de *C. parcellina* es debida al tipo de vegetación, se observaron diferencias significativas en tres componentes principales de siete analizados, mientras que al analizar las notas se encontraron diferencias significativas en cinco componentes principales de siete (Tabla 6). La presión de la selección específica del hábitat sobre las señales acústicas relacionadas con la transmisión del sonido puede derivar en divergencia acústica (Ryan y Brenowitz 1985, Wiley 1991). Una vegetación densa puede afectar la transmisión de las señales acústicas (Bradbury y Vehrencamp 2011). La teoría sugiere que frecuencias bajas se transmiten mejor en una vegetación densa. Si las frecuencias promedio utilizadas por especies que habitan en zonas forestales están asociadas a la transmisión del canto, estas diferencias podrían ser interpretadas como adaptaciones para evitar la degradación de la señal al viajar en el ambiente (Morton 1975, Ryan y Brenowitz 1985, Boncoraglio y Saino 2007, Catchpole y Slater, 2008). De acuerdo a esto se esperaría que la vertiente del Atlántico presente frecuencias más bajas en comparación con la vertiente del Pacífico, debido a que la vegetación de la vertiente del Atlántico corresponde a selva tropical y subtropical húmeda (Wikramanayake et al. 2002), la cual, presenta vegetación más densa y con menor temperatura en comparación con la selva tropical y subtropical seca ubicada en la vertiente del Pacífico (Olson et al. 2004). Los resultados para el canto y las notas mostraron que las poblaciones de la vertiente del Atlántico presentaron frecuencias más

bajas y con intervalos de frecuencias menores que las poblaciones asociados a la vertiente del Pacífico, indicando que la vegetación de la selva tropical y subtropical húmeda podría generar una atenuación en las vocalizaciones de las poblaciones presentes en esta vertiente, por lo que sus vocalizaciones se han adaptado para disminuirla y aumentar la distancia que recorren sus vocalizaciones para que éstas lleguen a sus objetivos, ya sea atraer a una hembra o repeler a otros machos (Catchpole y Slater 2008). Dingle et al. (2008) hallaron algo similar al estudiar la divergencia del canto debida al hábitat en dos subespecies de *Henicorhina leucophrys*. Ellos encontraron diferencias significativas en las características acústicas entre los hábitats de ambas subespecies, donde *H. l. hilaris* presentó cantos más rápidos que *H. l. leucophrys*, lo cual es consistente con el hábitat de vegetación más densa presente en el área en la que se distribuye. Badyaev y Leaf (1997) examinaron el efecto de la estructura del hábitat en la variación del canto de 30 taxa de *Hippolais* y *Phylloscopus*, estos se distribuyen en una variedad de tipos de hábitat y presentaron una alta variación en sus vocalizaciones. Ellos encontraron que la estructura del hábitat está altamente relacionada con las características temporales de los cantos, pero no con los rasgos de frecuencia. Las especies que se encuentran en hábitats más densos evitaron producir cantos rápidos y modulados para disminuir la atenuación.

### **Variación en el canto y notas por la temperatura del ambiente**

El tipo de vegetación no es el único factor ecológico que afecta el canto, la temperatura puede llegar a afectar la transmisión de las señales acústicas, por lo que se espera una alta correlación entre la variación del canto y las diferencias ecológicas, como la temperatura (Ruegg et al. 2006, Sementeli-Cardoso y Donatelli 2018). En general, climas secos con temperaturas altas presentarán una transmisión más eficiente de cantos con frecuencias bajas (Wiley y Richards 1982a, Slabbekoorn 2004). Teóricamente, los individuos de la vertiente del Pacífico deberían presentar frecuencias más bajas que los del Atlántico debido a las altas temperaturas y climas más secos, obteniendo una relación inversamente proporcional. Sin embargo, la correlación para la vertiente del Pacífico fue directamente proporcional (positiva), lo que indica que al aumentar la temperatura aumentó la frecuencia del canto y las notas. La correlación inversamente proporcional que presentó la vertiente del Atlántico indica que al aumentar la temperatura disminuye la frecuencia de los cantos, y según la teoría



se esperaría que los individuos de la vertiente del Pacífico emitirían cantos y notas con frecuencias más bajas por encontrarse en un clima seco (Wikramanayake et al. 2002). Por otra parte, las frecuencias bajas presentes en los cantos en esa vertiente fueron mejor explicadas por diferencias en el tipo de vegetación (Morton 1975, Hansen 1979) aunque no se descarta una interacción de ambos factores.

Ruegg et al. 2006 analizaron cómo influyen los factores ecológicos en la variación acústica, entre ellos la temperatura, en el canto de poblaciones de *Catharus ustulatus* que habitan en la selva templada costera y el bosque de coníferas. Dichos autores encontraron diferencias en el clima entre ambos tipos de vegetación y la variación del canto que era explicada por estos factores ecológicos, concluyendo que en la selva templada costera los cantos presentan una mayor duración con frecuencias iniciales más bajas generadas en respuesta a la densidad de la vegetación. Estudios de la influencia de la temperatura en la emisión de señales acústicas no solo se han realizado en aves, Chaverri y Quirós (2017) grabaron los llamados emitidos por dos especies de murciélagos *Molossus molossus* y *Molossops temminckii* bajo distintas condiciones de humedad y temperatura, encontrando diferencias significativas en la frecuencia pico y la duración de sus vocalizaciones asociadas a las distintas condiciones ambientales, los murciélagos disminuían la frecuencia y aumentaban la duración de sus llamados cuando la atenuación ambiental aumentaba.

### **Variación del canto y notas debida al aislamiento geográfico**

Al analizar si la distancia geográfica influye en la variación del canto, se observaron diferencias significativas en los componentes principales de notas y cantos (Fig. 5 y 6). Los resultados obtenidos son consistentes con un modelo de aislamiento por distancia, mostrando una mayor diferencia en el canto entre poblaciones conforme se encuentran más alejadas. Los resultados de la prueba de Mantel para las notas resultaron significativos, pero muestran una correlación positiva y baja, que indicaría que el aislamiento por distancia está influyendo ligeramente en la variación de las notas. Sin embargo, los resultados de la prueba de Mantel podrían ser el resultado de una barrera geográfica del pasado, que generó mayor variación en el canto en poblaciones aisladas por largo tiempo (Koetz et al. 2007, Beeby y Brennan 2008) de modo que la acumulación de pequeñas diferencias en el canto pudo reducir la interacción de las poblaciones (Cavalli-Sforza 2000). Los resultados generados para la identificación de

barreras geográficas no mostraron una concordancia geográfica, indicando que la variación en el canto y en las notas no se debe a la existencia de una barrera actual que limita el flujo cultural entre las poblaciones.

### **Otros factores que pueden afectar la variación del canto de *Cyanocompsa parellina***

La variación en el canto puede verse afectada por factores como el tamaño del cuerpo y el pico, ambos relacionados con las frecuencias del canto. En general, aves con picos y cuerpos más grandes producen cantos con frecuencias más bajas (Palacios y Tubaro 2000, Huber y Podos 2006). Sin embargo, se ha observado que especies con picos grandes producen trinos, siendo que un pico grande está asociado con una mayor musculatura que permite mayor fuerza en la mordida, pero limita la velocidad de apertura del pico haciendo más difícil la emisión de trinos (Podos 2001, Van der Meij y Bout 2004, Huber y Podos 2006, Herrel et al. 2009). Si los factores morfológicos afectan los patrones de variación acústica se esperaría que el tamaño del cuerpo y el pico sean mayores en la vertiente del Atlántico debido a que en esta vertiente las frecuencias son más bajas y los intervalos de frecuencia más pequeños que los de las poblaciones que habitan en la vertiente del Pacífico.

Por otra parte, esta variación también puede ser resultado de la imitación vocal o de los errores generados al aprender el canto, dicho aprendizaje ocurre al escuchar los sonidos producidos por individuos específicos, a menudo durante un período sensible en una etapa temprana de su vida (Kroodsma y Miller 1996, Doupe y Kuhl 1999, Lachlan y Slater 2003, Catchpole y Slater 2008). Experimentalmente, se ha observado que aves juveniles fallan al desarrollar cantos normales si se crían en ausencia de cantos de machos adultos (Marler 1970). En laboratorio, aves juveniles desarrollaron cantos normales cuando fueron expuestos a tutores específicos o tutores simulados a través de playback (Marler 1970, Beecher y Burt 2004). Sin embargo, el aprendizaje vocal en la naturaleza presenta interacciones sociales y procesos ambientales que influyen en la transmisión del sonido (Hansen 1979, McGregor 2005, Peters et al. 2012).

El canto de los machos a menudo funciona como una señal de la calidad individual (Kroodsma y Byers 1991, Hoeschele et al, 2010). Los cantos largos o con parámetros estructurales particulares brindan información que influye en la interacción hacia las hembras

y otros machos (Catchpole y Slater 2008). Algunas características del canto como la duración, el número de silabas, el tamaño de repertorio de cantos, el rango de frecuencia y la tasa de trinos, han sido utilizadas como medida de la calidad individual debido a su correlación positiva con el éxito reproductivo (Kempnaers et al. 1997, Ballentine et al. 2004, Nelson y Poesel 2012). Estos rasgos tienden a diferir para aumentar la atracción de pareja, lo que podría llevar a aislamiento reproductivo por la variación en el canto (Dingle et al 2010). De modo que la variación en el canto podría influir en la divergencia genética de las poblaciones y potencialmente, a lo largo del tiempo, al favorecer el apareamiento selectivo con miembros del dialecto natal y desalentar la reproducción entre individuos con distintos dialectos conduciría a la especiación (Baker y Cunningham 1985, Grant & Grant 1997b; Slabbekoorn y Smith 2002b). También, se ha observado que características del canto como la estructura de las silabas, la frecuencia y la duración están determinadas por la genética (Marler y Pikert 1984, Mundiger 1995, Lachlan y Servedio 2005). Una forma de poner a prueba el efecto de la selección sexual en el canto de *C. parcellina*, sería realizando experimentos de playback, analizando las respuestas de machos y hembras a los cantos provenientes de individuos de la misma vertiente contra los de la otra en el que se esperaría una menor respuesta al canto de los individuos que habitan en la vertiente opuesta en comparación con los de su propia vertiente.

Los factores antes descritos muestran la influencia que poseen los cantos en la divergencia entre poblaciones, la cual es una adaptación en los caracteres acústicos para minimizar la degradación y mejorar la comunicación, ya sea con el fin de atraer una pareja, el reconocimiento de especies o la defensa de recursos (Kroodsma y Byers 1991). De modo que la variación en el canto no solo se da por la variación en el tipo de vegetación, la temperatura o el aislamiento geográfico. A pesar de que factores como la genética, la morfología o la selección sexual no se estudiaron, no se descarta el que alguno o varios de ellos estén afectando en la variación encontrada en el canto de *Cyanocompsa parcellina*.

## CONCLUSIÓN

Las vocalizaciones de *Cyanocompsa parellina* presentaron diferencias significativas en tres componentes principales del canto y en cinco componentes principales para las notas, indicando que las poblaciones de las vertientes (Atlántico y Pacífico) emiten cantos y notas diferentes. Los cantos y notas de los individuos de la vertiente del Atlántico presentaron frecuencias más bajas con intervalos de frecuencia más pequeños que los individuos asociados a la vertiente del Pacífico.

En la vertiente del Pacífico existe una relación positiva entre la temperatura y las variables acústicas ( $r \geq 0.40$ ), observándose una presencia de cantos y notas con frecuencias altas cuando la temperatura también es alta. En el caso de la vertiente del Atlántico la correlación fue inversamente proporcional ( $r \geq -0.40$ ), indicando una relación inversa entre la temperatura y las variables acústicas.

La distancia geográfica afecta la variación del canto de *C. parellina* ( $r = 0.34$ ,  $p < 0.001$ ), influyendo en la variación de poblaciones asociados a las vertientes del Pacífico y del Atlántico. Se observó que la variación del canto es mayor en poblaciones más distantes geográficamente. Los resultados de la identificación de barreras sugieren que la variación del canto y notas no se debe a un aislamiento vicariante.

## LITERATURA CITADA

- Araya-Salas, M. 2017. Rraven: connecting R and Raven bioacoustic software. R package version 1.0.4.
- Araya-Salas, M. y Barrantes, G. 2013. Variación geográfica y posibles mecanismos de evolución cultural en *Microcerculus philomela*. *Zeledonia*, 17(1): 24-34.
- Araya-Salas, M. y Smith-Vidaurre G. 2016. WarbleR: an R package to streamline analysis of animal acoustic signals. *Methods in Ecology and Evolution*, doi:10.1111/2041-210X.12624.
- Austen, M. J. W. y Handford, P. T. 1991. Variations in the songs of breeding Gambel's White-crowned Sparrows near Churchill, Manitoba. *The Condor* 93(1): 147–152.
- Badyaev, A. V., Leaf, E. S. 1997. Habitat Associations of Song Characteristics in *Phylloscopus* and *Hippolais* Warblers. *The Auk*, 114(1):40-46.
- Baker, M. C. 2001. Bird song research: the past 100 years. *Bird behavior*, 14(1): 3-50
- Baker M. C. 2006. Differentiation of mating vocalizations in birds: Acoustic features in mainland and island populations and evidence of habitat-dependent selection on songs. *Ethology*, 112(8): 757-771.
- Baker, M. C., Baker, M. S. A., Tilghman, L. M. 2006. Differing effects of isolation on evolution of bird songs: Examples from an island-mainland comparison of three species. *Biological Journal of the Linnean Society*, 89(2): 331–342.
- Baker, M. C. y Cunningham, M. A. 1985. The biology of bird-song dialects. *Behavioral and Brain Sciences*, 8(1): 85-133.
- Ballentine, B., Hyman J., y Nowicki, S. 2004. Vocal performance influences female response to male bird song: an experimental test. *Behavioral Ecology*, 15(1): 163-168.
- Baptista, L. F. 1975. Song dialects and demes in sedentary populations of the white-crowned sparrow *Zonotrichia leucophrys nuttalli*. *University of California Publications in Zoology*. 105: 1–52.

- Barber, B. R. y Klicka, J. 2010. Two pulses of diversification across the Isthmus of Tehuantepec in a montane Mexican bird fauna. *Proceedings of the Royal Society B*, 277: 2675-2681.
- Beeby, A y Brennan, A. 2008. First Ecology: Ecological Principles and environmental Issues. 3<sup>ra</sup> edición. Oxford University Press. New York. Pp. 402.
- Beecher, M. D. y Burt, J. M. 2004. The role of social interaction in bird song learning. *Current Directions in Psychological Science*, 13(6): 224–228.
- Bradbury J. W., y Vehrencamp S. L. 2011. Principles of animal communication. 2<sup>a</sup> edición. Sinauer Associates. Massachusetts. Pp 882.
- Brumm, H. y Slabbekoorn, H. 2005. Acoustic communication in noise. *Advances in Study of Behavior*, 35: 151-209.
- Bryan, M. J. y Brenowitz, E. A. 1985. The role of body size, phylogeny, and ambient noise in evolution of bird song. *The American Naturalist*, 126(1): 87-100.
- Boncoraglio, G. y Saino, N. 2007. Habitat structure and the evolution of bird song: A meta-analysis of the evidence for the acoustic adaptation hypothesis. *Functional Ecology*, 21(1): 134–142.
- Cardoso, G. C. y Atwell, J. W. 2011. On the relation between loudness and the increased song frequency of urban birds. *Animal behavior*, 82(4): 831-836.
- Catchpole, C. K. y Slater, P. J. B. 2008. Bird song: biological themes and variations. 2<sup>da</sup> edición. Cambridge University Press. Reino Unido. Pp 335.
- Cavalli-Sforza, L. L. 2000. Genes, Peoples and Languages. North Point Press. New York. Pp 239.
- Chaverri, G. y Quirós, O. E. 2017. Variation in echolocation call frequencies in two species of free-tailed bats according to temperature and humidity. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 142(1): 146-150.

- Clark C. W., Marler P., Beeman K. 1987. Quantitative analysis of animal vocal phonology: an application to swamp sparrow song. *Ethology*, 76(2): 101–15.
- Del Hoyo, J., Elliott, A. y Christie, D. A. eds. 2011. Handbook of the Birds of the World. Vol. 16. Tanager to New World Blackbirds. Lynx Edicions, Barcelona. Pp 894.
- Derryberry, E. P. 2007. Evolution of bird song affects signal efficacy: an experimental test using historical and current signals. *Evolution*, 61(8): 1938–1945.
- Díaz, A. 2009. Diseño estadístico de experimentos. 2ª edición. Universidad de Antioquia. Colombia. Pp 284.
- Dingle, C., Halfwerk, W. y Slabbekoorn, H. 2008. Habitat-dependent song divergence at subspecies level in the grey-breasted wood-wren. *Journal of Evolutionary Biology*, 21(4): 1079-1089.
- Dingle, C., Poelstra, J. W., Halfwerk, W., Brinkhuizen, D. M. y Slabbekoorn, H. 2010. Asymmetric response patterns to subspecies-specific song differences in allopatry and parapatry in the gray-breasted wood-wren. *Evolution*, 64(12): 3537-3548.
- Doupe, A.J. y Kuhl, P.K. 1999. Birdsong and human speech: common themes and mechanisms. *Annual Review of Neuroscience*, 22(1): 567–631.
- Dupanloup, I., Schneider, S. y Excoffier, L. 2002. A simulated annealing approach to define the genetic structure of populations. *Molecular Ecology*, 11(12): 2571-2581.
- García, N. C. y Tubaro, P. L. 2018. Dissecting the roles of body size and beak morphology in song evolution in the “blue” cardinalids (Passeriformes: Cardinalidae). *The Auk*, 135(2): 262-275.
- González, C., Ornelas, J. F. y Gutiérrez-Rodríguez, C. 2011. Selection and geographic isolation influence hummingbird speciation: genetic, acoustic and morphological divergence in the wedge-tailed sabrewing (*Campylopterus curvipennis*). *BMC Evolutionary Biology*, 11(1): 38.

- Graham, B. A., Sandoval, L., Dabelsteen, T. y Mrnill D. J. 2017. A test of the Acoustic Adaptation Hypothesis in three types of tropical forest: degradation of male and female Rufous-and-white Wren songs. *Bioacoustics*, 26(1): 37-61.
- Grant, B. R. y Grant, P. R. 1996. Cultural inheritance of song and its role in the evolution of Darwin's finches. *Evolution*, 50(6): 2471-2487.
- Grant, B. R. y Grant, P. R. 1997a. Genetics and the origin of bird species. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 94(15): 7768–7775.
- Grant, P. R. y Grant, B. R. 1997b. Mating patterns of Darwin's Finch hybrids determined by song and morphology. *Biological Journal of the Linnean Society*, 60(3): 317-343.
- Grant B. R., Grant P. R. 2007. How and why species multiply. The radiation of Darwin's finches. Princeton University Press. New York. Pp 224.
- Hansen, P. (1979). Vocal learning: its role in adapting sound structures to long-distance propagation, and a hypothesis on its evolution. *Animal Behaviour*, 27(4): 1270–1271.
- Hijmans, R.J., S.E. Cameron, J.L. Parra, P.G. Jones and A. Jarvis, 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 25(15): 1965-1978.
- Hoeschele, M., Moscicki. M. K., Otter., K. A., Van Oort., H., Fort., K. T., Farrell., T. M., Lee., H., Robson, S. W. J., y Sturdy, C. B. 2010. Dominance signaled in acoustic ornament. *Animal. Behaviour*, 79(3): 657-664.
- Huber, S. K., y Podos, J. 2006. Beak morphology and song features covary in a population of Darwin's finches (*Geospiza fortis*). *Biological Journal of the Linnean Society*, 88(3): 489–498.
- Irwin, D. E. 2000. Song variation in an avian ring species. *Evolution*, 54(3): 998–1010.
- Irwin D. E., Bensch S., Price T.D. 2001. Speciation in a ring. *Nature*, 409(6818): 333-337.



- Isler, M. L., Isler, P. R., & Whitney, B. M. 1998. Use of vocalizations to establish species limits in antbirds (Passeriformes: *Thamnophilidae*). *The Auk*, 115(3): 577-590.
- Isler, M. L., Isler, P. R., Whitney B. M. y Zimmer K. J. 2007. Species limits in the “Schistocichla” complex of *Percnostola antbirds* (Passeriformes: Thamnophilidae). *Wilson Journal of Ornithology*, 119(1): 53–70.
- Johnson R. A. y Wichern D. W. 2007. Applied Multivariate Statistical Analysis. Sexta edición. Pearson Prentice Hall. New York. Pp 794.
- Kempnaers, B., Verheyen, G. R. y Dhondt, A. A. 1997. Extra-pair paternity in the Blue Tit (*Parus caeruleus*): female choice, male characteristics, and offspring quality. *Behavioral Ecology*, 8(5): 481-192.
- Kirschel, A. N. G., Blumstein, D. T., Cohen, R. E., Buermann, W., Smith, T. B. y Slabbekoorn, H. Birdsong tuned to the environment: green hylia song varies with elevation, tree cover, and noise. *Behavioral Ecology*, 20(5): 1089-1095.
- Kroodsma, D. E. 1996. Ecology of passerine song development. En: *Ecology and Evolution of Acoustic Communication in Birds* (Eds. Kroodsma, D. E. y Miller, E. H.), pp. 3–19. Ithaca, New York: Cornell University Press.
- Kroodsma D. E. y Byers B. E. 1991. The function(s) of bird song. *American Zoologist*, 31(2): 318–28.
- Kroodsma, D. E. y Miller E. H. 1996. Ecology and Evolution of Acoustic Communication in Birds. Cornell University Press. New York. Pp 587.
- Koetz, A. H., Westcott, D. A., y Congdon, B. C. 2007. Geographical variation in song frequency and structure: The effects of vicariant isolation, habitat type and body size. *Animal Behaviour*, 74(5): 1573–1583.
- La, V. T. y Nudds, T. D. 2016. Estimation of avian species richness: biases in morning surveys and efficient sampling from acoustic recordings. *Ecosphere*, 7(4). e01294.

- Lachlan, R. F. y Slater, P. J. B. 1999. The maintenance of vocal learning by gene-culture interaction: the cultural trap hypothesis. *The Royal Society*, 266(1420): 701-706.
- Lachlan, R. F. y Slater, P. J. B. 2003. Song learning by chaffinches: how accurate, and from where?. *Animal Behaviour*, 65(5): 957-969.
- Lachlan, R. F., y Servedio, M. R. 2004. Song learning accelerates allopatric speciation. *Evolution*, 58(9): 2049–2063.
- Laiolo P. 2010. The emerging significance of bioacoustics in animal species conservation. *Biological Conservation*, 143(7): 1635–1645.
- Lanyon, W. E. 1969. Vocal characters and avian systematics. En R. A. Hinde. Bird vocalizations: their relation to current problems in biology and psychology. Cambridge University Press. Londres. Pp. 291–310.
- Lee, C. H., Chou, C. H., Han, C. C., Huang, R. Z. 2006. Automatic recognition of animal vocalizations using average MFCC and linear discriminant analysis. *Pattern Recognition Letter* 27(2): 93-101.
- Lynch, A. 1996. The population memetics of birdsong. En Kroodsma D.E. y Miller, E. H. Ecology and Evolution of Acoustic Communication in Birds. Cornell University Press. New York. 181–197.
- MacFarland T. W. y Yates M. J. 2016. Introduction to Nonparametric Statistics for the Biological Sciences Using R. Springer, Suiza. Pp 329.
- Manni, F., Guérard E. y Heyer, E. 2004. Geographic patterns of (genetic, morphologic, linguistic) variation: how barriers can be detected by using Monmonier's algorithm. *Human Biology*, 76(2): 173-190.
- Marler, P. 1957 Species distinctiveness in the communication signals of birds. *Behaviour*, 11(1): 13–19.

- Marler, P. 1969. Tonal quality of bird sounds. En R. A. Hinde. Bird vocalizations: their relation to current problems in biology and psychology. Cambridge University Press. Londres. Pp. 5–18.
- Marler, P., y Tamura, M. 1962. Song “dialects” in three populations of white-crowned sparrows. *The Condor*, 64(5): 368–377.
- Marler P, Tamura M. 1964. Culturally transmitted patterns of vocal behaviour in sparrows. *Science*, 146(3650): 1483–1486.
- Marler, P. 1970. A comparative approach to vocal learning: song development in white-crowned sparrows. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 71(2): 1–25.
- McGregor, P. 2005 Animal Communication Networks. Cambridge University Press. UK. Pp 657.
- Morton, E. S. 1975. Ecological sources of selection on avian sounds. *The American Naturalist*, 109(965):17–34.
- Nelson, D. A., y Poesel, A. 2012. Responses to variation in song length by male white-crowned sparrows. *Ethology*, 118(1): 24-32.
- Noguera, F. A., Vega, J. H. y García, A. N. 2002. Historia Natural de Chamela. Universidad Nacional Autónoma de México. México. Pp 572.
- Nottebohm F. 1969. The song of the chingolo, *Zonotrichia capensis*, in Argentina: description and evaluation of a system of dialects. *The Condor*, 71(3): 299-315.
- Nowicki, S y Nelson, D. A. 1990. Defining Natural Categories in Acoustic Signals: Comparison of Three Methods Applied to “Chick-a-dee” Call Notes. *Ethology*, 86(2): 89-101.
- Olson, D.M., Dinerstein, E., Wikramanayake, E. D., Burgess, N. D., Powell, G. V. N., Underwood, E. C., D'Amico, J. A., Itoua, I., Strand, H. E., Morrison, J. C., Loucks,

- C. J., Allnutt, T. F., Ricketts, T. H., Kura, Y., Lamoreux, J. F., Wettengel, W. W., Hedao, P. y Kassem K. R. Terrestrial Ecoregions of the World: A New Map of Life on Earth. *BioScience*, 51(11): 933-938.
- Pacheco, G. F. y Lozada, S. 2014. Variación del canto de *Hylophilus flavipes* (Aves: Vireonidae) en tres regiones del valle del río Magdalena, Colombia. *Tumbaga*, 9(1): 55-67.
- Palacios, M. G. y Tubaro, P. L. 2000. Does beak size affect acoustic frequencies in woodcreepers?. *The Condor*, 102(3): 553-560.
- Payne, R. B. 1986. *Current Ornithology*. Vol 3. Plenum Press. New York. Pp 521.
- Payne, R. B. 1996. Song traditions in indigo buntings: origin, improvisation, dispersal, and extinction in cultural evolution. En Kroodsma D.E. y Miller, E. H. *Ecology and Evolution of Acoustic Communication in Birds*. Cornell University Press. New York. Pp. 198–220.
- Pedroza, H. y Dicovskyi, L. 2007. Sistema de análisis estadístico con SPSS. LITONIC. Pp 167.
- Peters, S., Derryberry, E. P. y Nowicki, S. 2012. Songbirds learn songs least degraded by environmental transmission. *Biology Letters*, 8(5): 736–739.
- Price, T. 2008. *Speciation in birds*. Boulder CO: Roberts y Co. USA. Pp 152.
- Price, J. J. y Lanyon, S. M. 2002. Reconstructing the evolution of complex bird song in the oropendolas. *Evolution*, 56(7): 1514-1529.
- Podos, J. 2001. Correlated evolution of morphology and vocal signal structure in Darwin's finches. *Nature*, 409(6817): 185–188.
- Podos, J., Huber A. K., y Taft B. 2004a. Bird Song: The Interface of Evolution and Mechanism. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 35(1): 55–87.

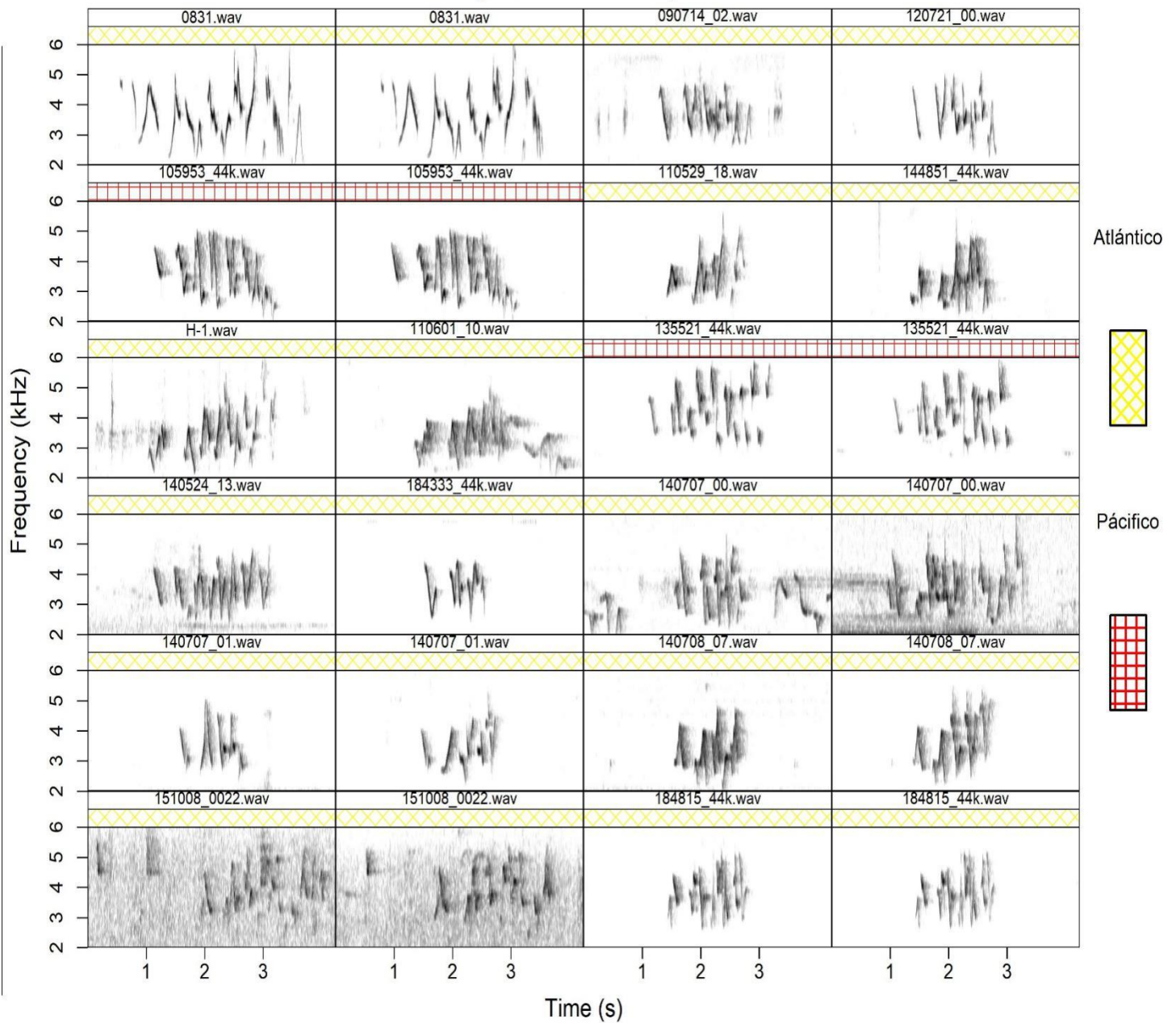
- Podos, J., Southall, J. A., y Rossi-Santos, M. R. 2004b. Vocal mechanics in Darwin's finches: Correlation of beak gape and song frequency. *Journal of Experimental Biology*, 207(4): 607–619.
- Podos, J. y Warren, P. S. 2007. The evolution of geographic variation in birdsong. *Advances in the study of behavior*, 37: 403-458.
- Purushotham C. B., y Robin V. V. 2016. Sky island bird populations isolated by ancient genetic barriers are characterized by different song traits than those isolated by recent deforestation. *Ecology and Evolution*, 6(20): 7334–7343.
- R Core Team. 2018. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Rodríguez, M. E., Álvarez, S., y Bravo, E. 2001. Coeficientes de Asociación. Plaza y Valdés. México. Pp 168.
- Ruegg, K., Slabbekoorn, H., Clegg, S. y Smith, T. B. 2006. Divergence in mating signals correlates with ecological variation in the migratory songbird, Swainson's thrush (*Catharus ustulatus*). *Molecular Ecology*, 15(11): 3147-3156.
- Ryan, M. J., y Brenowitz, E. A. 1985. The role of body size, phylogeny and ambient noise in the evolution of bird song. *The American Naturalist*, 126(1): 87-100.
- Sementilli-Cardoso, G., y Donatelli, R. J. 2018. Vocal divergence between two disjunct populations of Giant Antshrike (*Batara cinerea*) is related to environmental conditions. *Austral Ecology*. doi:10.1111/aec.12682.
- Sibley, D. A. 2000. The Sibley guide to birds. Alfred A. Knopf. United States. Pp 548. *Austral Ecology*.
- Slabbekoorn, H. 2004. Habitat-dependent ambient noise: Consistent spectral profiles in two African forest types. *Journal of the Acoustical Society of America*, 116(6): 3727-3733.

- Slabbekoorn, H. y Smith, T. B. 2002a. Habitat-dependent song divergence in the little greenbul: an analysis of environmental selection pressures on acoustic signals. *Evolution*, 56(9): 1849-1858.
- Slabbekoorn, H. y Smith, T. B. 2002b. Bird song, ecology and speciation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, 357(1420): 493-503.
- Slatkin, M. 1993. Isolation by distance in equilibrium and non-equilibrium populations. *Evolution*, 47(1): 264-279.
- Sosa-López, J. R., Mennill, D. J. y Navarro-Sigüenza, A. G. 2013. Geographic variation and the evolution of song in Mesoamerican rufous-naped wrens *Campylorhynchus rufinucha*. *Journal of avian biology*, 44(1): 027-038.
- Tubaro, P. L. 1999. Bioacústica aplicada a la sistemática, conservación y manejo de poblaciones naturales de aves. *Etología*, 7(3): 19-32.
- Tubaro, P. L., y García N. C. 2018. Dissecting the roles of body size and beak morphology in song evolution in the “blue” cardinalids (Passeriformes: Cardinalidae). *The Auk*, 135(2): 262-275.
- Tubaro, P. L., y Lijtmaer, D. A. 2006. Environmental correlates of song structure in forest grosbeaks and saltators. *The Condor*, 108(1): 120–129.
- Van der Meij, M. A. y Bout, R. G. 2004. Scaling of jaw muscle size and maximal bite force in finches. *Journal of Experimental Biology*, 207(16):2745–2753.
- Weir J. T., y Wheatcroft D. 2011. A latitudinal gradient in rates of evolution of avian syllable diversity and song length. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 278(1712): 1713-1720.
- Wikramanayake, E., Dinerstein, E., Loucks, C. J., Olson, D. M., Morrison, J., Lamoreux, J., McKnight, M. y Hedao, P. 2002. Ecoregions of the Indo-Pacific. Island Press. Washington. Pp 643.

- Wiley, R. H. 1991. Associations of song properties with habitats for territorial oscine birds of eastern North America. *The American Naturalist*, 138(4): 973–993.
- Wiley R. H., y Richards D. G. 1982a. Adaptations for acoustic communication in birds: sound transmission and signal detection. En Kroodsma D.E. y Miller, E. H. *Ecology and Evolution of Acoustic Communication in Birds*. Cornell University Press. New York. Pp. 131-81.
- Wiley R. H., y Richards D. G. 1982b. Physical constraints on acoustic communication in the atmosphere: Implications for the evolution of animal vocalizations. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 3(1): 69-94.
- Xeno-canto. Disponible en <http://www.xeno-canto.org/> Consultada el 13/10/16.
- Zuur A. F., Ieno E. N., y Smith G. M. 2007. *Analysing Ecological Data*. Series: Statistics for Biology and Health. Springer, New York. Pp 685.
- Zuur, A. F., Ieno, E. N., Walker, N. J., Saveliev, A. A., y Smith, G. M. 2009. *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. Vol. 1. Springer; New York. Pp 579.

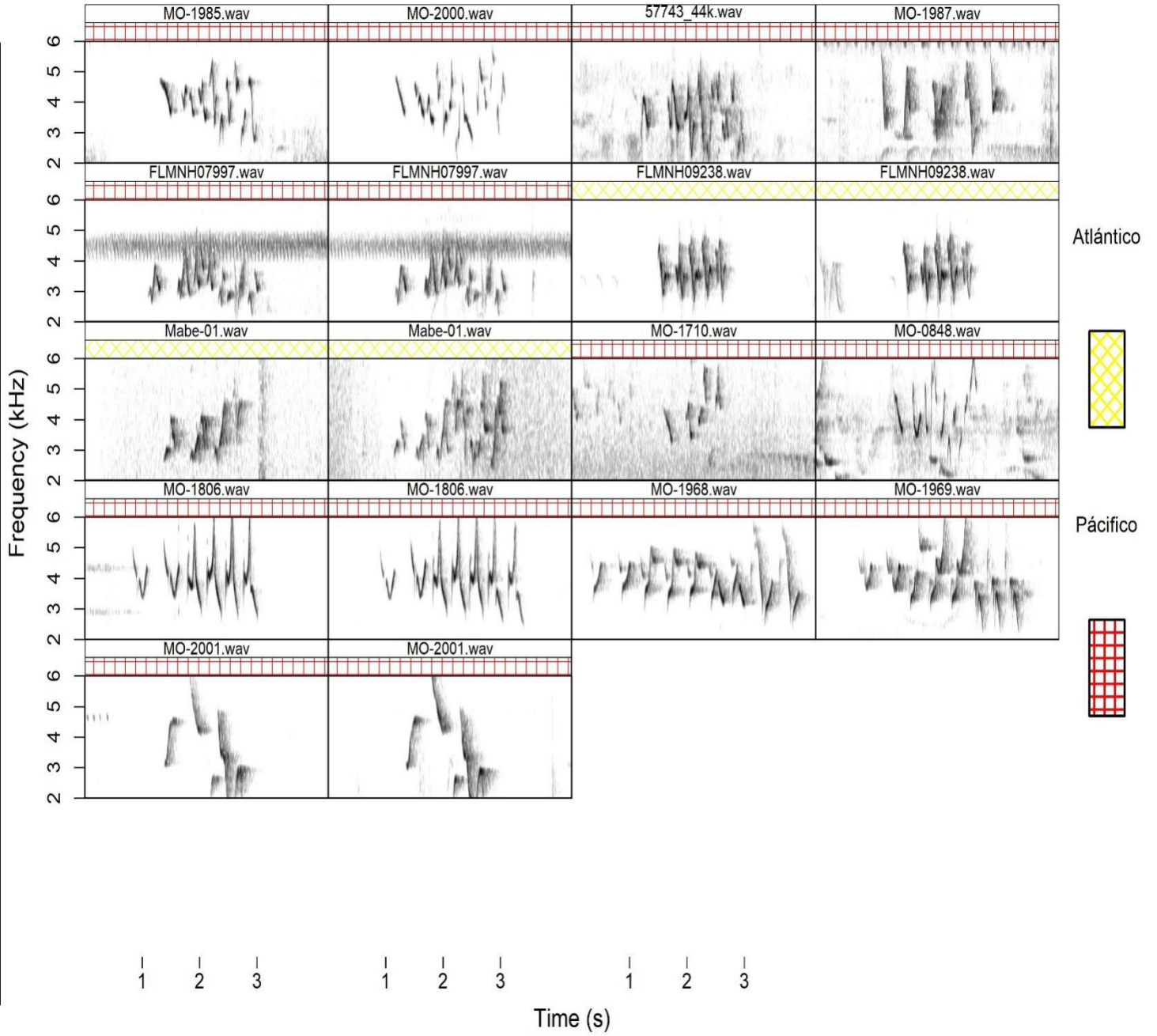
**Anexo I.** Espectrogramas de las selecciones del canto de *Cyanocompsa parcellina*. Cada selección contiene el nombre de la grabación y una etiqueta indicando la vertiente, selecciones de cantos de la vertiente del Atlántico presentan una etiqueta amarilla y selecciones de cantos de la vertiente del Pacífico presentan una etiqueta roja

### Catálogo de selección por canto



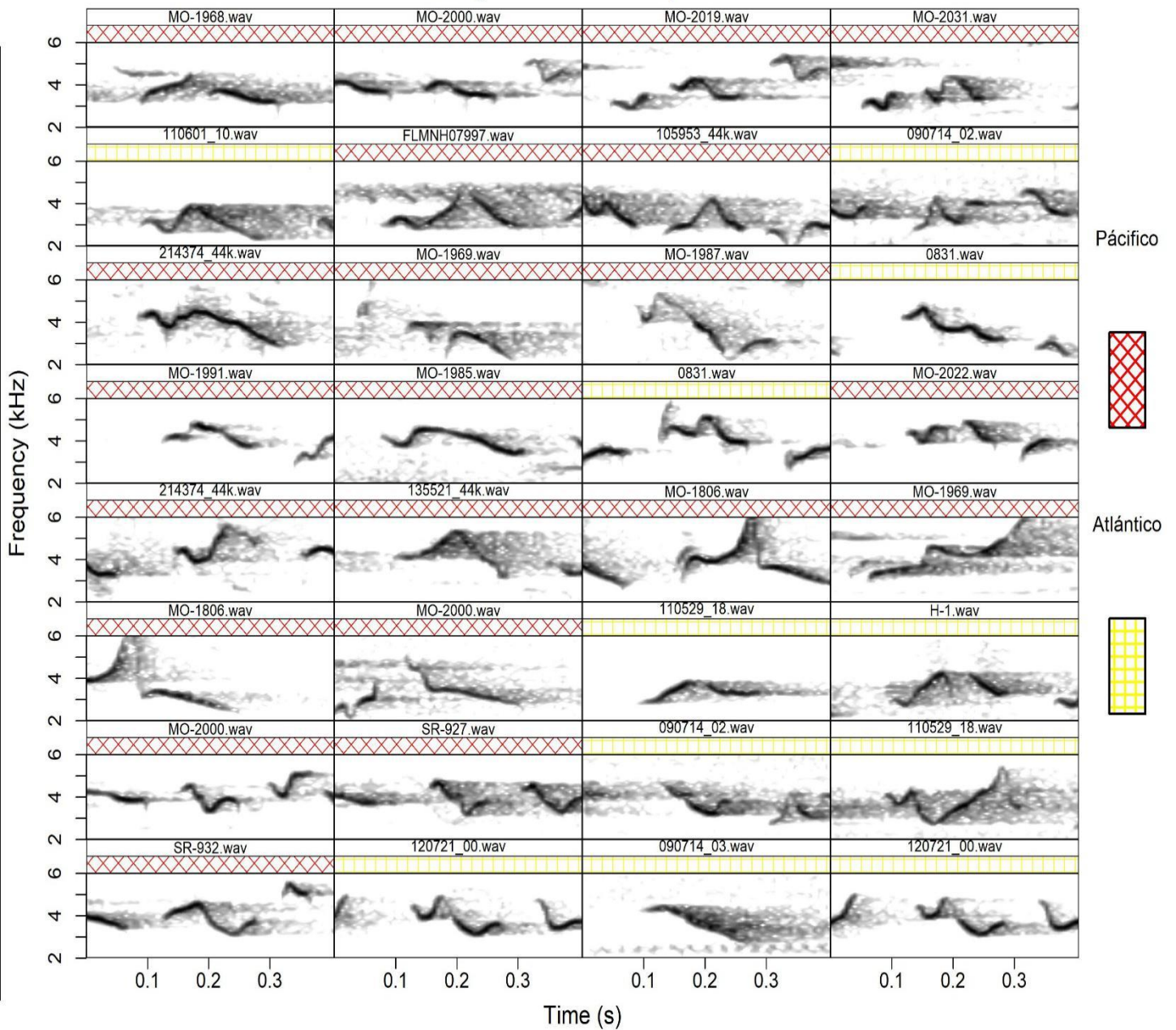


# Catálogo de selección por canto



**Anexo II.** Espectrogramas de las selecciones de notas de *Cyanocompsa parcellina*. Cada selección contiene el nombre de la grabación y una etiqueta indicando la vertiente, selecciones de notas de la vertiente del Atlántico presentan una etiqueta amarilla y selecciones de notas de la vertiente del Pacífico presentan una etiqueta roja.

### Catálogo de selección por notas



# Catálogo de selección por notas

