

**Centro de Investigación Científica y de
Educación Superior de Ensenada**



*Variación geográfica en los llamados de *Salpinctes obsoletus*
(AVES: Troglodytidae) de Isla Guadalupe, México.*

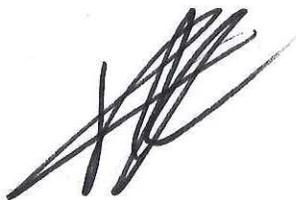
TESIS

MAESTRÍA EN CIENCIAS

Sandra Fernanda Gallo Corona

Ensenada, Baja California, México, Mayo del 2008

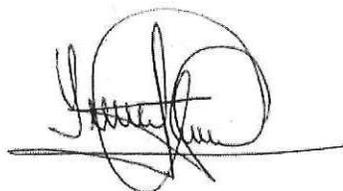
TESIS DEFENDIDA POR
Sandra Fernanda Gallo Corona
Y APROBADA POR EL SIGUIENTE COMITÉ



Dr. Horacio de la Cueva Salcedo
Director del Comité



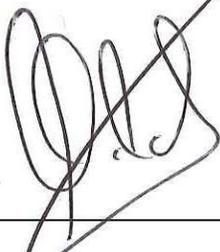
Dr. Eric Mellink Bijtel
Miembro del Comité



M.C. Fernando González García
Miembro del Comité



Dr. Eugenio Méndez Méndez
Miembro del Comité



Dr. Luis Eduardo Calderón Aguilera
Coordinador del programa de posgrado en Ecología Marina



Dr. David Hilario Covarrubias Rosales
Encargado del Despacho de la Dirección de Estudios de Posgrado

23 de Mayo de 2008

**CENTRO DE INVESTIGACIÓN CIENTÍFICA Y DE EDUCACIÓN SUPERIOR
DE ENSENADA**



**PROGRAMA DE POSGRADO EN CIENCIAS
EN ECOLOGÍA MARINA**

**Variación geográfica en los llamados de *Salpinctes obsoletus*
(AVES:Troglodytidae) de Isla Guadalupe, México.**

TESIS

que para cubrir parcialmente los requisitos necesarios para obtener el grado de
MAESTRO EN CIENCIAS

Presenta:

Sandra Fernanda Gallo Corona

Ensenada, Baja California, México, Mayo del 2008.

RESUMEN de la tesis de Sandra Fernanda Gallo Corona, presentada como requisito parcial para la obtención del grado de MAESTRO EN CIENCIAS en ECOLOGÍA MARINA. Ensenada, Baja California. Mayo del 2008

Variación geográfica en los llamados de *Salpinctes obsoletus* (AVES:Troglodytidae) de Isla Guadalupe, México.

Resumen aprobado por:



Dr. Horacio de la Cueva Salcedo
Director de Tesis

Se analizan, describen y comparan por primera vez los llamados de *Salpinctes obsoletus* y *Salpinctes obsoletus guadeloupensis*. *S. obsoletus* es un ave terrestre que habita la parte norte y centro del Continente Americano. Según sus caracteres morfológicos se han descrito entre seis y once subespecies, tres de ellas se encuentran en islas del Pacífico mexicano. De éstas, *S. o. guadeloupensis* de Isla Guadalupe es la subespecie mejor aceptada. Los llamados de esta especie son innatos, cortos, de estructura simple y formados por una frase. En aves canoras los estudios de comunicación acústica permiten detectar procesos evolutivos como la especiación. Se analizaron las características de frecuencia y tiempo en los llamados emitidos por las aves insulares y se compararon con los emitidos en Sierra Nevada, California y en Oregon. Los llamados de *S. obsoletus* en Oregon presentaron 4 notas, frecuencias por encima de los 2125.36 Hz y duración total de 0.38 s. Los llamados escuchados en Sierra Nevada presentaron 3 notas, frecuencias por encima de los 1761.28 Hz y duración total de 0.30 s. Los llamados emitidos en Isla Guadalupe tienen dos notas, una duración total de 0.43 s y no presentaron frecuencias menores a los 2552.83 Hz por lo que sus llamados deben estar siendo fuertemente seleccionados con base en su frecuencia y posiblemente favorecidos por sus características temporales. Los llamados de *S. o. guadeloupensis* mostraron una reducción en el número de notas que puede ser explicada por el aislamiento geográfico y genético respecto a las poblaciones del continente. Se encontraron diferencias en las frecuencias y duración de las notas como respuesta adaptativa a las presiones selectivas que ejerce Isla Guadalupe sobre la comunicación acústica.

Palabras Clave: aislamiento geográfico, especiación, comunicación acústica, ontogenia.

ABSTRACT of the thesis presented by Sandra Fernanda Gallo Corona as a partial requirement to obtain the MASTER OF SCIENCE degree in MARINE ECOLOGY. Ensenada, Baja California, México. Mayo de 2008.

Geographical variation in the calls of *Salpinctes obsoletus* (AVES:Troglodytidae) in Guadalupe Island, Mexico.

By first time, the calls of *Salpinctes obsoletus* and *Salpinctes obsoletus guadeloupensis* are analyzed, described and compared. *S. obsoletus* is a land bird that inhabits the middle and north part of American Continent. Between six and eleven subspecies had been described based in morphological characters, three of them inhabits Mexican Pacific Islands. *S. o. guadeloupensis* is the most recognized subspecies. The calls of this species are innate, short, with simple structure and form by a phrase, while its songs are longer and composed by several phrases with complex structure. The acoustic communication studies in songbirds allow to detect evolutive processes as speciation. Frequency and time characteristics were analyzed in the calls produced by island birds and were compared with the calls produced in Sierra Nevada California and Oregon. The calls from *S. obsoletus* in Oregon have 4 notes with frequencies above 2125.36 Hz and total length of 0.38 s. The calls from Sierra Nevada California have 3 notes with frequencies above 1761.28 Hz and total length of 0.30 s. The calls from Guadalupe Island have 2 notes with total length of 0.43 s and frequencies no less than 2552.83 Hz. The values indicate that the calls emitted from the birds in Guadalupe Island are under environmental selection pressures based in their frequency attributes and possible favored by its time attributes. The calls from *S. o. guadeloupensis* have a reduction in the number of notes that could be explained by geographical and possibly genetic isolation when compared with the mainland populations.

*“Experiment first is human,
to describe first, divine.”*

Kroodsma y Byers (1991)

AGRADECIMIENTOS

La presente investigación fue realizada con el apoyo del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología a través de la beca 8876 y del apoyo proporcionado con el Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada por medio de las becas 10990 y 11599.

Agradezco a mi comité: Dr. Horacio de la Cueva, Dr. Eric Mellink Bijtel, Dr. Fernando González-García y Dr. Eugenio Méndez Méndez por su valiosos comentarios.

Quiero agradecer a Julio Hernández Montoya por su entusiasmo y valiosa ayuda durante la temporada de campo en Isla Guadalupe y, a Roberto Sosa López por su valiosa asesoría y paciencia en la travesía de la Península.

Agradezco infinitamente el apoyo brindado por el Grupo de Ecología y Conservación de Islas especialmente a Luciana Luna, Alfonso Aguirre y Miguel Angel Hernández por su amistad e indispensable ayuda durante la estancia en Isla Guadalupe.

Agradezco el apoyo de la Secretaría de Marina-Armada de México, Buque Matamoros por su ayuda en el transporte a Isla Guadalupe.

Estoy muy agradecida con el Dr. Donald Kroodsma, siendo un honor su amable colaboración al permitir el uso de sus grabaciones. Así también a Martha Fisher de Macaulay Library, Cornell Lab of Ornithology por su ayuda en la digitalización.

Agradezco a Phil Unitt y al San Diego Natural History Museum por su atenta ayuda durante mis las visitas a la colección ornitológica. Así como a U.S. Fish and Wildlife Service por la donación de las herramientas para el análisis de sonido.

Agradezco a Octavio Rojas-Soto y a Richard Erickson por proporcionarme amablemente sus observaciones de campo.

Agradezco a Greg Budney y Greg Clark por sus enseñanzas en Sierra Nevada, así como su asesoría en el momento indicado.

Agradezco sinceramente el apoyo de mis amigos Mario Guerrero Madriles, Juan Pablo Ceyca, Vicente Contreras, Jimena Rodríguez, Claudia Rodríguez, en especial Arely Martínez y Tiago Pereira por su ayuda con los números y a Jushiro Cepeda por la realización de los mapas.

Agradezco a mi querida familia Gallo Corona por su cariño y apoyo infinito.

CONTENIDO

	Página
Resumen español	i
Resumen inglés	ii
Dedicatorias	iii
Agradecimientos	iv
Contenido	v
Lista de Figuras	vii
Lista de Cuadros	x
I. Introducción	1
II. Objetivos	7
III. Hipótesis	7
IV. Métodos	8
4.1. Área de estudio.....	8
4.2. Especie estudiada.....	9
4.3. Obtención de las vocalizaciones.....	13
4.4. Análisis de las grabaciones.....	15
V. Resultados	18
5.1 Análisis cualitativo de los llamados.....	18
5.1.1 Descripción de los llamados de <i>Salpinctes obsoletus</i> en el continente.....	18
5.1.2 Descripción de los llamados de <i>Salpinctes obsoletus</i> <i>guadeloupensis</i> en Isla Guadalupe, México.....	20
5.2 Análisis cuantitativo de los llamados	21

CONTENIDO (continuación)

5.3 Variación geográfica en los llamados de <i>Salpinctes obsoletus</i> obtenidos en Continente y en Isla Guadalupe.....	23
VI. Discusión.....	32
6.1 Contexto del uso de los llamados de <i>S. o. guadeloupensis</i> en Isla Guadalupe	32
6.2 Ontogenia de los llamados de <i>Salpinctes obsoletus guadeloupensis</i>	32
6.3 Variación geográfica en los llamados de <i>S. obsoletus</i>	33
6.3.1 Variación geográfica en el número de notas	33
6.3.2 Variación geográfica en las características de frecuencia	34
VII. Conclusión.....	38
VIII. Literatura citada.....	39

LISTA DE FIGURAS

Figura		Página
1	Ubicación geográfica de Isla Guadalupe, México. Se localiza a 260 km al oeste de la península de Baja California y a 337 km al suroeste de Ensenada.	9
2	Distribución de las subespecies de <i>Salpinctes obsoletus</i> en el Continente Americano y en las islas del Pacífico Mexicano (modificado de Lowther <i>et. al.</i> 2000).	11
3 a	<i>Salpinctes obsoletus obsoletus</i> , caracterizado por un pico corto y delgado, tamaño corporal mediano, cola relativamente larga, garganta, pecho y vientre pálidos.	12
3 b	<i>Salpinctes obsoletus guadeloupensis</i> , caracterizado por el aumento en la longitud del pico, la disminución en el tamaño de las alas y cola, así como el tono oscuro de su plumaje.	12
4	Clasificación del tipo de notas contenidas en los llamados de <i>S. obsoletus</i> y <i>S. o. guadeloupensis</i> . Se asignaron las letras <i>a, b, c, d</i> para la identificación individual del tipo de nota.	17
5	Caracteres cuantitativos medidos en los llamados de <i>S. obsoletus</i> y <i>S. o. guadeloupensis</i> . Se analizó y comparó la frecuencia máxima (FMAX), frecuencia mínima (FMIN), ancho de banda (AB), duración de cada nota (DN), tiempo internotas (TiN) y el tiempo total de los llamados (TT) emitidos en Oregon, California e Isla Guadalupe. También se analizó la frecuencia fundamental (FF) de cada nota y se comparó entre las localidades (no ilustrada).	17
6	Llamado producido por <i>Salpinctes obsoletus</i> en Oregon. El llamado se compone por una frase con 4 notas: <i>a, b, c, d</i> , y su duración total promedio es de 0.38 s.	19
7	Llamado producido por <i>Salpinctes obsoletus</i> en Sierra Nevada, California. El llamado se compone por una frase con tres notas: <i>a, b, d</i> , y tiene una duración total promedio de 0.3 s.	19

LISTA DE FIGURAS (continuación)

- 8 Llamados producidos por *Salpinctes obsoletus* en Isla Guadalupe. El llamado se compone por una frase con dos notas: *a*, *d*, y tiene una duración total promedio de 0.43 s. 20
- 9 Comparación de los llamados de *Salpinctes obsoletus guadeloupensis* producidos por aves jóvenes y adultas. 21
- 10 Variación geográfica de los llamados de *Salpinctes obsoletus* de Oregon, Sierra Nevada California e Isla Guadalupe. Se muestra la disminución del número de notas respecto al gradiente latitudinal norte-sur así como las diferencias en los caracteres cualitativos de las notas. 25
- 11 Variación geográfica en los caracteres espectrales de la nota *a* en los llamados de *S. obsoletus*. Se encontraron diferencias significativas entre localidades para todas las variables de frecuencia analizadas: FMIN= ($F_{(2,229)} = 21.93$, $p < 0.0001$), FMAX= ($F_{(2,229)} = 67.16$, $p < 0.0001$), AB= ($F_{(2,229)} = 41$, $p < 0.0001$), FF= ($F_{(2,229)} = 23.63$, $p < 0.0001$). Valores reportados = media \pm E.S. 26
- 12 Variación geográfica en la duración de la nota *a* (DN) de los llamados de *S. obsoletus*. Se encontraron diferencias significativas entre la DN entre localidades: DN= ($F_{(2,229)} = 217.43$, $p < 0.0001$). Valores reportados = media \pm E.S. 26
- 13 Variación geográfica en los caracteres espectrales de la nota *d* en los llamados de *S. obsoletus*. Se encontraron diferencias significativas entre localidades para todas las variables de frecuencia analizadas: FMIN= ($F_{(2,229)} = 1036.7$, $p < 0.0001$), FMAX= ($F_{(2,229)} = 276.49$, $p < 0.0001$), AB= ($F_{(2,229)} = 158.66$, $p < 0.0001$), FF= ($F_{(2,229)} = 180.48$, $p < 0.0001$). Valores reportados = media \pm E.S. 27
- 14 Variación geográfica en la duración de la nota *a* (DN) de los llamados de *S. obsoletus*. Se encontraron diferencias significativas entre la DN entre localidades: DN= ($F_{(2,229)} = 39.93$, $p < 0.0001$). Valores reportados = media \pm E.S. 27
- 15 Variación geográfica en el tiempo internotas (TiN) y en el tiempo total (TT) de los llamados de *S. obsoletus*. Se encontraron diferencias significativas en los TiN y TT entre localidades: TiN= ($F_{(2,229)} = 492.27$, $p < 0.0001$), TT= ($F_{(2,229)} = 47.74$, $p < 0.0001$). Valores reportados = media \pm E.S. 28

LISTA DE FIGURAS (continuación)

- 16 Valores proporcionales de la duración de las notas (DN) *a*, *d* con respecto al tiempo total (TT) de los llamados de *S. obsoletus* de Oregon, Sierra Nevada California e Isla Guadalupe. 31
- 17 Valores proporcionales del tiempo internotas (TiN) con respecto al tiempo total de los llamados de *S. obsoletus* de Oregon, Sierra Nevada California e Isla Guadalupe. 31
- 18 a) Agrupamiento de los llamados emitidos en las diferentes localidades según las características de las variables frecuencia mínima (FMIN), frecuencia máxima (FMAX), frecuencia fundamental (FF) y duración (DN) de las notas *a* y *d*. b) Los llamados emitidos en Oregon se caracterizan principalmente por la FMAX de la nota *a*, la DN de ambas notas así como también por la FMIN y la FF de la nota *a*. Los llamados emitidos en Sierra Nevada, California se distinguen por las características de las FMIN, FMAX y FF de la nota *d*. Los llamados emitidos en Isla Guadalupe son caracterizados por las variables DN, FMIN y FF de la nota *a*. 32

LISTA DE TABLAS

Tablas		Página
I	Descripción de los caracteres cuantitativos analizados en los llamados de <i>Salpinctes obsoletus</i> .	16
II	Características espectro temporales de los llamados de <i>S. obsoletus</i> en Oregon E.U.A. (n = 110, valores promedio \pm SE).	21
III	Características espectro temporales de los llamados de <i>S. obsoletus</i> en California E.U.A. (n = 50, valores promedio \pm SE).	22
IV	Características espectro temporales de los llamados de <i>S. obsoletus</i> en Isla Guadalupe, México.(n = 72, valores promedio \pm SE).	22
V	Auto-valores de la matriz de correlación para los dos primeros componentes principales con las variables FMAX, FMIN, FF y DN. Los dos primeros factores explicaron el 66.71 % de la variación de la nota <i>a</i> en los llamados de <i>S. obsoletus</i> entre localidades.	29
VI	Auto-vectores de la matriz de correlación para los dos primeros componentes principales de la nota <i>a</i> . Las variables con mayor aportación a cada factor se indican con un asterisco.	29
VII	Auto-valores de la matriz de correlación para los dos primeros componentes principales con las variables FMAX, FMIN, FF y DN. Los dos primeros factores explicaron el 90.83 % de la variación de la nota <i>d</i> en los llamados de <i>S. obsoletus</i> entre localidades.	30
VIII	Auto-vectores de la matriz de correlación para los dos primeros componentes principales de la nota <i>d</i> . Las variables con mayor aportación a cada factor se indican con un asterisco.	30
IX	Diferencias proporcionales entre los valores promedio del ancho de banda (AB) de las notas <i>a</i> y <i>d</i> entre localidades. Se consideraron los llamados emitidos en Oregon como grupo base.	31
X	Diferencias proporcionales en la duración de las notas (DN) <i>a</i> y <i>d</i> y tiempo internotas (TiN) con respecto al tiempo total (TT) de los llamados de <i>S. obsoletus</i> entre localidades utilizando sus valores promedio. OR= Oregon, CA= California, IG= Isla Guadalupe.	31

I. INTRODUCCION

La comunicación acústica es uno de los mejores ejemplos en la diversificación del comportamiento animal (Baptista y Kroodsma 2001) y se encuentra estrechamente relacionada con las condiciones físicas del ambiente en donde se genera (Morton 1975, Doutrelant y Lambrechts 2001). Los ecosistemas terrestres representan la diversidad de condiciones ambientales en las que el sonido puede ser transmitido y bajo estas circunstancias se ha dado la diversidad de estrategias que las aves utilizan para comunicarse. El sonido está formado por ondas que viajan en un medio elástico como el agua o el aire, generadas por la vibración de las moléculas en el medio (Charif *et al.* 2004).

La comunicación acústica en aves es el intercambio de información a través de los sonidos vocales que se originan en la siringe y de los sonidos mecánicos que se producen con algunas partes del cuerpo como las plumas y el pico (Baptista y Gaunt 1994, Catchpole y Slater 1995, Suthers 2004). La complejidad morfológica de la siringe varía de acuerdo a la posición taxonómica de las especies, sin embargo dicha complejidad no está correlacionada con la diversidad y complejidad de los sonidos producidos (Baptista y Trail 1992).

Una característica evidente en la temporada reproductiva de las aves canoras es el aumento del tiempo dedicado a vocalizar, específicamente el tiempo dedicado a cantar. Las aves oscines o canoras obtienen sus vocalizaciones mediante la combinación de factores innatos y sociales (Marler y Sherman 1985, Greene 1999, Laiolo y Rolando 2001, Marler 2004). De manera general, las vocalizaciones de las aves se dividen en dos grupos, los llamados y los cantos.

El canto es un sonido polisilábico de larga duración con notas de frecuencia modulada compleja (Carrington 1968, Catchpole 1983, Catchpole y Slater 1995, Marler 2004). De manera general en especies paseriformes, el canto es interpretado principalmente por los machos y tiene como funciones principales la defensa del territorio, el reconocimiento y atracción de la pareja (Peek 1972, Kroodsma 1984, Catchpole y Slater 1995, Kraft 1996, Searcy y Yasukawa 1996). Se ha sugerido que la selección sexual con base en el canto puede provocar una divergencia reproductiva y potencialmente especiación (Marler y Tamura 1962, Baker 1975, Baptista 1975, Irwin 2000).

Los llamados son sonidos monosilábicos de corta duración y de patrón simple en la modulación de su frecuencia, son emitidos tanto por las hembras como por los machos a lo largo de todo el año (Marler 2004). La adquisición innata de las vocalizaciones se ha demostrado a través de inhibir la retroalimentación auditiva. Las aves sometidas a este proceso desarrollan cantos anormales, mientras que sus llamados permanecen de manera muy similar a los producidos en estado silvestre (Nottebohm y Nottebohm 1971, Kroodsma 1984, Marler y Sherman 1985, Kroodsma y Konishi 1991). Las vocalizaciones innatas son estereotipadas y de estructura estable (Tubaro 1999, Price y Lanyon 2002). La variación geográfica de elementos acústicos estereotipados, como los llamados, se puede producir por un flujo genético restringido entre poblaciones, por deriva génica o por selección natural que adapte las vocalizaciones al medio en que se producen (Lindell 1998).

Los llamados se producen desde la etapa temprana de vida, los pollos dentro del cascarón son los primeros en emitirlos. Los llamados son muy importantes en la comunicación acústica ya que cumplen funciones determinantes en la sobrevivencia de los individuos (Baptista y Kroodsma 2001). Según Marler (2004) un llamado perfecto es aquel

que se asemeja a un tono puro, es decir, que se emite en un rango de frecuencia angosto y a un volumen suficiente para ser escuchado sin hacer evidente su ubicación, por lo que debe interpretarse de manera esporádica ya que la repetición continua hace que el emisor sea localizado fácilmente. Entre las principales funciones de los llamados se encuentra la expresión de alarma que sucede ante la presencia de un depredador. Dicha situación debe ser comunicada de manera rápida y eficaz, la señal debe percibirse con claridad para que el ave pueda identificar su naturaleza precisa y además pueda discriminarlo entre otros tipos de llamados. Una especialización de los llamados de alarma son los llamados de hostigamiento, ruidosos y repetitivos que le indican al depredador que ha sido detectado, poniéndolo en evidencia ante otras especies que lo persuadirán de cazar la zona (Marler 1956, Collias 1963, Hope 1980).

Otro llamado altamente especializado es el llamado de dolor, muy ruidoso y fácil de localizar. Este sonido se emite por la presa mientras se encuentra atrapada por el depredador (Stokes 1961, Collias 1963). Los llamados también son utilizados cuando las aves deben mantenerse en contacto como cuando se desplazan en grupo a través de zonas con vegetación densa; este tipo de llamado se emite en un rango de frecuencia audible a distancias cortas, semejando murmullos repetitivos entre los miembros de una familia (Ellis y Stokes 1966, Collias 1987). Estos llamados de contacto son igualmente utilizados durante la migación y son importantes para mantener la cohesión del grupo a lo largo de la trayectoria (Hamilton 1962, Evans 1994). También existen los llamados de contacto que se emiten al final de cada día con la finalidad de agruparse para pernoctar (Hill y Lein 1985).

Un aspecto clave para la sobrevivencia de los individuos consiste en ser alimentado durante la etapa temprana de su vida y los llamados cumplen una función importante

cuando un pollo le solicita comida a sus padres (Baptista y Kroodsma 2001). Estos llamados pueden ser confusos para el receptor, especialmente cuando se trata de especies que forman colonias de anidación como en aves marinas en donde los pollos se encuentran muy cerca uno del otro. A pesar de esto, muchas especies son capaces de reconocer a sus crías a través de llamados específicos (White *et al.* 1970, Buckey y Buckey 1972, Miller y Emlen 1975, Jouventin *et al.* 1999).

Las funciones de los llamados son muy diversas, así como diversas son las circunstancias a las que se enfrentan las aves en su vida diaria. Además de las funciones mencionadas anteriormente, los llamados pueden ser utilizados como complemento durante el cortejo, y las aves canoras pueden aumentar el número y tipo de llamados interpretados durante su temporada reproductiva (Marler 2004).

El conjunto total de llamados y cantos que interpreta un individuo representa su repertorio, mientras que las vocalizaciones características y específicas de una población constituye su dialecto. La existencia de dialectos puede ser un factor limitante en la distribución geográfica de los individuos, ya que los dialectos funcionan como barreras sociales que disminuyen el intercambio genético entre las poblaciones (Baptista 1975, Baker y Mewaldt 1978, MacDougall-Shackleton *et al.* 2001). La variación geográfica en los dialectos puede suceder de manera gradual entre grupos capaces de interactuar y reproducirse actuando a nivel micro-geográfico (Marler y Tamura 1962, Nottebohm 1969, Chilton *et al.* 2002), y entre poblaciones separadas por varios kilómetros en donde la interacción de los individuos es poco probable actuando a nivel macro-geográfico (Baptista 1993, Catchpole y Slater 1995) como sucede en las poblaciones de aves terrestres que habitan islas oceánicas.

La esencia de la comunicación acústica en las aves se compone por la información transmitida en los genes que codifican patrones de sonidos específicos para cada especie y por aquella información que se transmite de un cerebro a otro por aprendizaje (Greene 1999). La información que se transmite de manera cultural a través de las generaciones se considera como un *meme* (Dawkins 1976). El concepto de *meme* puede ser aplicado en el estudio de la comunicación acústica en aves y se define como aquel patrón del canto que se transmite de un individuo a otro a través del proceso de aprendizaje, pudiendo ser una nota, una frase o todo el canto (Lynch *et. al* 1989). La manera en que la información se transmite a través de las generaciones representa una diferencia notable entre el mecanismo biológico y el cultural. La transmisión de la información genética sucede de manera vertical, es decir de padres a hijos, mientras que la información cultural puede transmitirse de manera vertical, horizontal (entre miembros de la misma generación) y oblicua (donde los miembros de una generación transmiten información a miembros de generaciones sucesivas sin ser descendientes directos; Cavalli-Sforza y Feldman 1981).

Las características acústicas de las vocalizaciones están sujetas a presiones de selección cultural (e.g. proceso de aprendizaje y selección sexual); así como también están sujetas a presiones de selección ejercidas por el ambiente. Las vocalizaciones evolucionan en respuesta al ambiente en el que son producidas (Whiley y Richards 1978, Whiley 1991). Las aves que habitan en lugares de vegetación densa preferentemente emiten sonidos que se encuentran en un rango de frecuencia bajo, mientras que las aves que viven en zonas abiertas emiten sonidos con un rango de frecuencia mayor, debido a que no todos los rangos de frecuencias viajan de manera efectiva a través de un hábitat específico (Morton 1975). El medio ambiente ejerce una presión selectiva que involucra la degradación del

sonido, esto provoca que las aves adapten sus vocalizaciones a las condiciones ambientales locales y es entonces cuando se presenta la variación geográfica, este mecanismo es conocido como la hipótesis de adaptación acústica (Morton 1975).

La variación geográfica en las vocalizaciones se ha estudiado ampliamente, en su mayoría enfocado al estudio de los cantos (Lanyon y Gill 1964, Baptista 1977, Baker y Mewaldt 1978, Bitterbaum y Baptista 1979, Tubaro *et al.* 1993, Bayers 1996, Bay 1999, Irwin 2000, Doutrelant y Lambrechts 2001, Baptista y Martínez 2002, Chilton *et al.* 2002, Leger y Mountjoy 2003, González y Ornelas 2005). De manera reciente se ha vinculado con estudios de variación morfológica y genética entre diferentes poblaciones, demostrando la necesidad de un enfoque global para entender mejor la relación evolutiva que existe entre las aves (Greenlaw 1993, Laiolo y Rolando 2001, MacDougall-Shackleton *et al.* 2001, Huber y Podos 2006, Isler *et al.* 2007, Sosa 2007).

En la presente investigación se describen por primera vez las características espectro temporales de los llamados de los saltaparedes *Salpinctes obsoletus* y *Salpinctes obsoletus guadeloupensis*. A su vez representa la oportunidad para entender cómo el proceso de especiación puede ser detectado a través del estudio de la comunicación acústica y cuáles son sus implicaciones en una población que habita en una isla oceánica. El estudio de los llamados de *S. o. guadeloupensis* de Isla Guadalupe es un elemento valioso que complementa las observaciones previas basadas en sus características morfológicas, mismas que determinaron la clasificación de una de las subespecies más reconocidas del género.

II. OBJETIVOS

OBJETIVO GENERAL

Estudiar el efecto que el aislamiento geográfico tiene sobre la comunicación acústica de *Salpinctes obsoletus* en Isla Guadalupe.

OBJETIVOS PARTICULARES

1. Describir los llamados de *Salpinctes obsoletus guadeloupensis*.
2. Comparar las características acústicas de los llamados obtenidos en Isla Guadalupe con aquellos obtenidos en el Continente.

III. HIPÓTESIS

Como parte del proceso actual de especiación, la población de *Salpinctes obsoletus* en Isla Guadalupe muestra diferencias significativas en sus llamados con respecto a las poblaciones que habitan en el continente.

IV. MÉTODOS

4.1 ÁREA DE ESTUDIO

Guadalupe es una isla mexicana catalogada a partir del año 2005 como Reserva de la Biosfera (D.O.F. 2005). Su origen es volcánico y se ubica sobre la dorsal meso oceánica del Pacífico (29° 03' N y 118° 17' W) a 260 km al oeste de la península de Baja California y a 337 km al suroeste de Ensenada (Fig. 1). Isla Guadalupe está rodeada por las aguas productivas y frías de la Corriente de California y se caracteriza por su topografía escarpada que va desde el nivel del mar hasta los 1,295 metros con imponentes cantiles que reciben el oleaje predominante del oeste. Mide 37 km de norte a sur y llega a alcanzar 12 km de ancho, con un área total de 250 km² (Moran 1996). Presenta un clima templado-frío con lluvias de invierno y se ha reportado la influencia de tormentas tropicales ocasionales durante los meses de agosto a octubre (Castro *et al.* 2005). Se ha registrado para el mes de febrero la presencia de masas de aire continental de temperatura cálida y poca humedad, conocidas como vientos Santa Ana (Castro *et al.* 2003).

A partir del inicio del siglo XIX, con la introducción de cabras (*Capra aegagrus hircus*) la vegetación original de la isla se modificó drásticamente. Se han descrito para la isla e islotes adyacentes 35 taxa endémicos de plantas (León de la Luz *et al.* 2005). Actualmente la vegetación comprende áreas reducidas de bosque de *Pinus radiata* var. *binata*, de *Cupressus guadalupensis*, de palma *Brahea edulis*, pastizal y matorral desértico marítimo. El efecto de más de 150 años de pastoreo intenso causado por las cabras muy posiblemente han provocado la extinción de especies nativas y endémicas de flora y fauna, así como la modificación del paisaje debido a la acentuada erosión del suelo (Oberbauer

2005). Al parecer y de manera contrastante a especies de aves que fueron afectadas o incluso extintas, *S. o. guadeloupenensis* se ha visto beneficiado por el sobrepastoreo que le ha proporcionado un habitat adecuado a través de toda la isla. En el mes de febrero del 2007 se logró la erradicación de prácticamente el total de las cabras (L. Luna, com. pers) siendo ahora evidente la ausencia del sobrepastoreo.

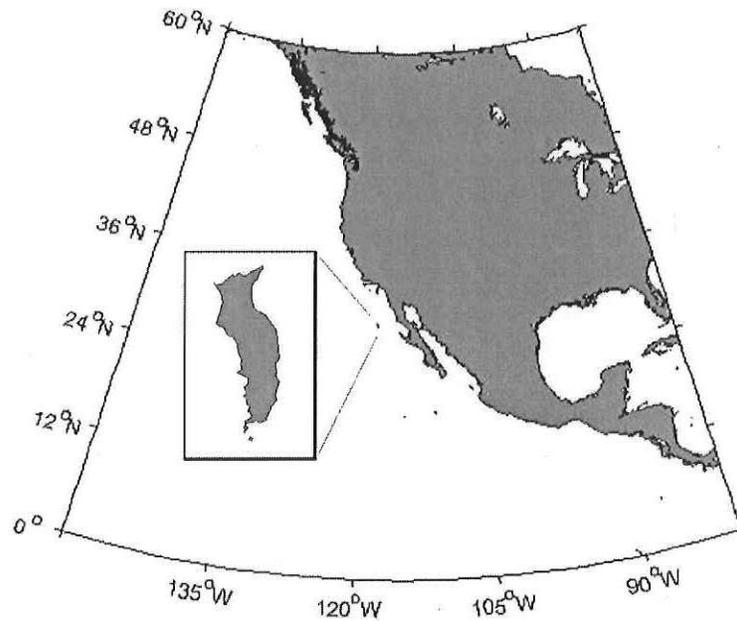


Figura 1. Ubicación geográfica de Isla Guadalupe, México. Se localiza a 260 km al oeste de la península de Baja California y a 337 km al suroeste de Ensenada.

4.2 ESPECIE ESTUDIADA

PASSERIFORMES, Troglodytidae.

Salpinctes obsoletus, Saltapared roquero (Say 1823).

Es un ave insectívora exclusiva al Continente Americano, habita las regiones áridas y semiaridas donde predominen las rocas expuestas y las cavidades. Mide en promedio

14.5 cm y su peso es de 16.5 g (Sibley 2000). Su pico es corto y delgado, se distingue de otros Trogloditidos por su tamaño corporal mediano, cola relativamente larga, garganta, pecho y vientre de color pálido mientras que en la parte dorsal es de color grisáceo más obscuro (Fig. 2a, Lowther *et al.* 2000). Es una especie aparentemente monógama y, durante la temporada reproductiva puede tener entre una y tres puestas que oscilan entre cuatro y siete huevos (Bent 1948). En el Continente los jóvenes abandonan el nido a los 15 días pero continúan en el territorio del padre durante 4 semanas más (Merola 1995). Ni los jóvenes ni los adultos exhiben dimorfismo sexual en la coloración del plumaje (Pyle 1997). Su rango de distribución va desde el suroeste de Canadá hasta Costa Rica y desde el nivel del mar hasta los 3,500 metros (Howell y Webb 1995). Con base en el análisis de ADN se sugiere que el género *Salpinctes* representa un taxón basal con respecto a los demás miembros de la familia Troglodytidae (Barker 2004).

A lo largo de su distribución geográfica se ha detectado variación morfológica entre los individuos por lo que se reconocen tres grupos principales de subespecies para el continente Americano, *Salpinctes obsoletus obsoletus* que habita desde Canadá hasta Oaxaca en México. *Salpinctes obsoletus neglectus* que habita en Chiapas, Mex. y Guatemala. *Salpinctes obsoletus guttatus* que habita en El Salvador, Honduras, Nicaragua y Costa Rica (Howell y Webb 1995). En México, para las islas del Océano Pacífico se han identificado cuatro subespecies de las cuales dos son cuestionadas por Phillips (1986), *Salpinctes obsoletus proximus* de la Isla San Martín B.C. y *Salpinctes obsoletus tenuirostris* de las Islas San Benitos B.C. Mientras que las dos subespecies aceptadas son *Salpinctes obsoletus exsul* del Archipiélago Revillagigedo, considerada extinta debido a la

actividad volcánica de Isla San Benedicto, y *Salpinctes obsoletus guadeloupensis* que habita en Isla Guadalupe (Fig. 2).

La migración de *S. obsoletus* ha sido poco estudiada y se le ha considerado como un ave que migra distancias cortas (Lowther *et al.* 2000) y como un trogloditido altamente migratorio (Phillips *et al.* 1964); para México no existen registros de las rutas y distancias de migración.

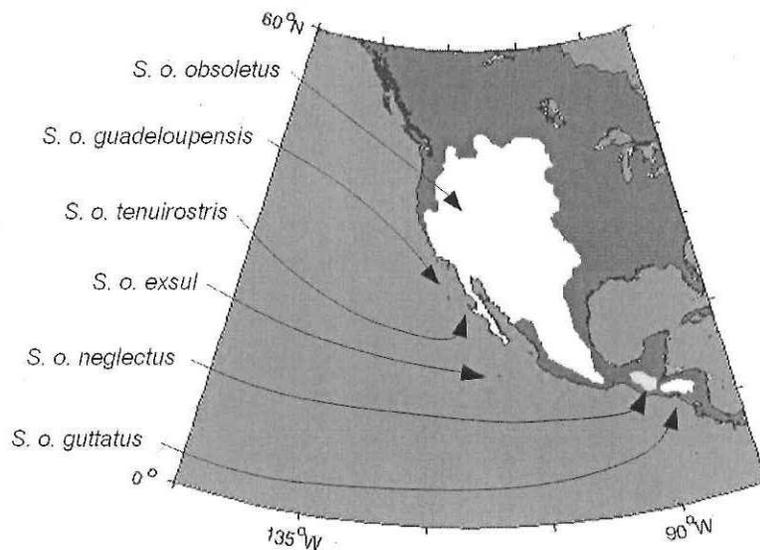


Figura 2. Distribución de las subespecies de *Salpinctes obsoletus* en el Continente Americano y en las islas del Pacífico Mexicano (modificado de Lowther *et al.* 2000).

***Salpinctes obsoletus guadeloupensis* (Ridgway 1876)**

Es una subespecie endémica a Isla Guadalupe, se encuentra en peligro de extinción de acuerdo a la NOM 059 SEMARNAT 2001 (D.O.F. 2002). *S. o. guadeloupensis* es de las aves terrestres más abundantes de la isla y su observación se remonta a los primeros registros de avifauna (Thayer y Bangs 1908, Howell y Cade 1954). *S. o. guadeloupensis* se ha considerado un grupo evolutivamente distinto con respecto al observado en la parte

continental de la Península de Baja California. El criterio utilizado para diferenciar a dicha población se basa en sus características morfológicas como son el aumento en la longitud del culmen, la disminución en el tamaño de las alas y la cola, y el tono oscuro de su plumaje (Fig. 2 b, Grinnell 1928, Bent 1948, Phillips 1986, Pyle 1997).

La temporada reproductiva de *S. o. guadeloupensis* comienza antes que la de *S. obsoletus* en el Continente. La temporada reproductiva de *S. o. guadeloupensis* se ha reportado de enero a marzo, confirmándose la presencia de huevos durante la segunda quincena de enero (Bryant 1887, Barton *et al.* 2005). Mientras que, la parte continental más cercana de donde existe información es en California E.U.A., en donde se reporta de marzo a junio (Lowther *et al.* 2000).

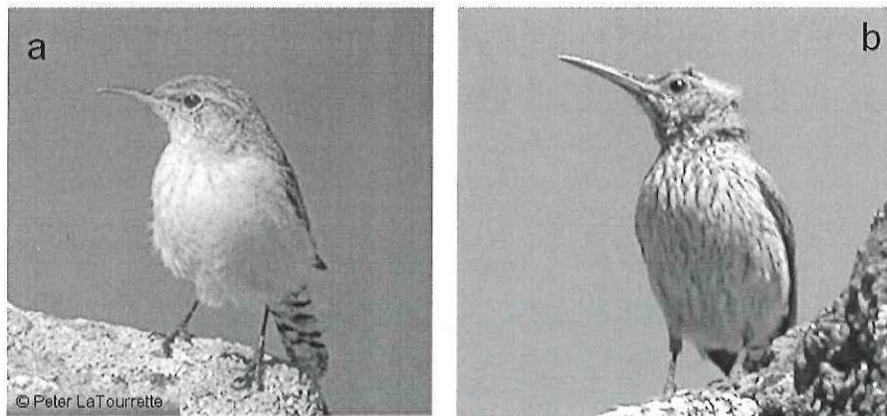


Figura 3. a) *Salpinctes obsoletus obsoletus*, caracterizado por un pico corto y delgado, tamaño corporal mediano, cola relativamente larga, garganta, pecho y vientre pálidos. b) *Salpinctes obsoletus guadeloupensis*, caracterizado por el aumento en la longitud del pico, la disminución en el tamaño de las alas y cola, así como el tono oscuro de su plumaje.

4.3 OBTENCIÓN DE LAS VOCALIZACIONES

ISLA GUADALUPE, MÉXICO

La temporada de grabación en la isla fué del 16 de marzo al 21 de abril del 2007, con un total de 14 días efectivos de grabación debido principalmente a las condiciones climáticas que predominan en la isla (neblina intensa, lluvia y viento fuerte de temporada de hasta 7 m/s, Castro *et al.* 2005). Se utilizó una grabadora digital Sony HI-MD MZNH700, cintas Sony de 80 minutos, un micrófono omnidireccional Sennheiser ME 62 (respuesta de frecuencia 20-20,000 Hz) adaptado a un reflector parabólico de 570 mm de diámetro, así como tripié y cubreviento.

Las grabaciones obtenidas se digitalizaron en formato *.wav* a una tasa de muestreo de 44,100 Hz y un intervalo dinámico de 16 bits de manera analógica utilizando el programa Sound Forge 9.0 (Madison Media Software, Inc.) debido a que el programa Sonic Stage 4.3 (Sony Corporation) específico de la grabadora presentó problemas de incompatibilidad al intentar la transferencia del sonido. Las grabaciones de campo se realizaron en formato ATRAC (Adaptive TRansform Acoustic Coding, www.sony.net/Products/ATRAC3/overview/index.html) sin que existiera un efecto visible respecto a la compresión de los datos que causara la degradación del sonido. Se realizaron espectrogramas de prueba para detectar visualmente algún efecto en los datos y se encontró que el formato ATRAC afecta principalmente a las frecuencias por encima de los 12,000 Hz. Debido al rango de frecuencias en que los llamados de *S. obsoletus* son emitidos (<7,500 Hz), el formato ATRAC (SP) no afectó las mediciones realizadas (G. Clark com. pers.).

El presente estudio de variación geográfica pretendía inicialmente la comparación acústica de *Salpinctes* de Isla Guadalupe con aquellos de la península de Baja California. Después de una búsqueda intensa a través de 40 localidades, algunas con observaciones previas de *Salpinctes obsoletus* (R. Erickson com. pers., O. Rojas-Soto com. pers.) no fue posible realizar grabaciones. Sólo 5 individuos fueron observados de los cuales uno era adulto y ninguno emitió llamados o cantos. Este grupo fue observado en la Sierra de San Francisco B.C.S durante el amanecer en un solo sitio en el que permanecieron poco tiempo sin volver a ser detectados. Por lo anterior se consideraron las siguientes grabaciones para la realización del presente estudio comparativo:

OREGON, ESTADOS UNIDOS.

Se analizaron las grabaciones realizadas al este de Oregon en las localidades de Malheur National Wildlife Refuge, Harney County y en Cabin Lake Guard Station, Deschutes National Forest, Lake County; mismas que fueron utilizadas para la descripción del patrón de canto de *Salpinctes obsoletus* por Kroodsma (1975).

CALIFORNIA, ESTADOS UNIDOS.

Se analizó la grabación realizada por Nathan Pieplow (2004) así como las realizadas por S. Gallo-Corona (2007) en Antelope Valley, Los Angeles County en Sierra Nevada, California utilizando una grabadora digital Fostex FR-2 LE, un micrófono estéreo DAT (Digital Audio Tape) Telinga Pro 6 adaptado a un reflector parabólico de 570 mm de diámetro. Las grabaciones fueron almacenadas a una tasa de muestreo de 44,100 Hz y un intervalo dinámico de 16 bits en formato *.wav*.

4.4 ANÁLISIS DE LAS GRABACIONES

Los llamados fueron identificados y analizados visualmente mediante sus caracteres espectro temporales utilizando el programa RAVEN 1.2.1 (Cornell Lab of Ornithology, Bioacoustics Research Program). Los espectrogramas se elaboraron utilizando una ventana tipo Hamming con 80% de traslape, resolución de 11.6 ms y una DFT (discrete Fourier transform) de 512 muestras. Los parámetros utilizados para la realización de los espectrogramas fueron seleccionados con base en el Apéndice B del manual de usuario de RAVEN 1.2.1 (Charif *et. al* 2004).

Para la descripción y comparación de los llamados de *S. obsoletus* se realizó un análisis cualitativo que consistió en la descripción del tipo de notas con base en la modulación de su frecuencia, las notas de cada llamado fueron identificadas de manera auditiva y visual y se clasificaron con las letras *a, b, c, d* (Fig. 4). Así mismo, se realizó un análisis cuantitativo en 8 caracteres espectro temporales (Tabla I, Fig. 4). Una nota fue considerada como un trazo continuo en el espectrograma a través de un tiempo definido (Isler *et al.* 1998).

Para analizar los llamados de *S. obsoletus* se aplicó una prueba de Kolmogorov-Smirnov para probar normalidad considerando el tiempo total de los llamados para cada una de las localidades. Para detectar diferencias entre las variables FMAX, FMIN, AB, FF, DN, TiN y TT de cada localidad se realizó una prueba de ANOVA. Así mismo, se aplicó un análisis de agrupamiento o de componentes principales utilizando las variables de frecuencia FMAX, FMIN y FF y la variable de tiempo DN de cada una de las notas, con la finalidad de observar cual de ellas tiene mayor influencia en la variación de los llamados.

El ancho de banda (AB) no fue considerado en el análisis de componentes principales debido a que es la diferencia obtenida de la FMAX-FMIN. Se calcularon las diferencias proporcionales en el AB entre las localidades considerando los llamados de Oregon como grupo base. Para detectar las diferencias entre las variables temporales de los llamados se obtuvieron las proporciones de la duración de las notas (DN) a y d , así como la proporción del tiempo internotas (TiN) con respecto al tiempo total (TT) de los llamados para cada localidad. Los análisis estadísticos fueron realizados con STATISTICA 7.1 (StatSoft, Inc).

Tabla I. Descripción de los caracteres cuantitativos analizados en los llamados de *Salpinctes obsoletus*.

Variable	Siglas	Definición	Unidad
Número total de notas	NN	Total de notas que contiene un llamado	nota
Frecuencia mínima	FMIN	Es el valor mínimo de frecuencia que alcanza cada nota	Hz
Frecuencia máxima	FMAX	Es el valor máximo de frecuencia que alcanza cada nota	Hz
Ancho de banda	AB	Es la diferencia entre la frecuencia máxima y la frecuencia mínima de cada nota	Hz
Frecuencia fundamental	FF	Es aquella frecuencia que tiene la mayor intensidad en una nota	Hz
Duración de cada nota	DN	Es el tiempo total de cada nota	s
Tiempo entre notas	TiN	Es el tiempo entre el final de la primer nota y el inicio de la última nota	s
Tiempo total	TT	Es el tiempo total del llamado	s

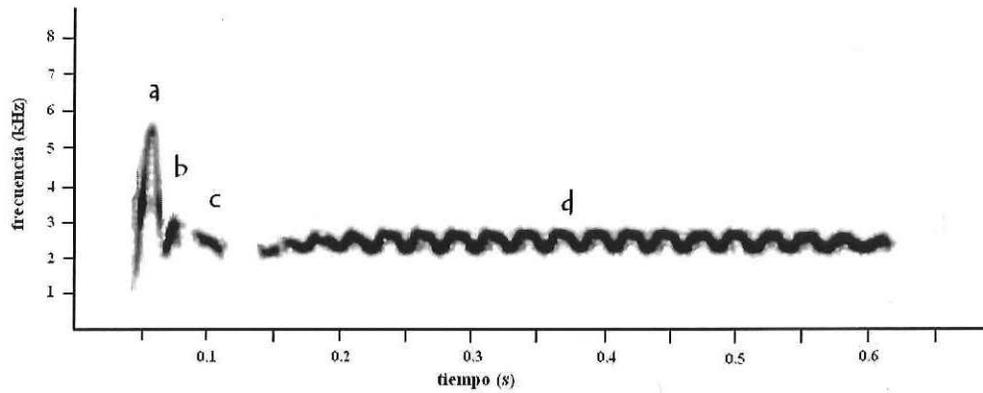


Figura 4. Clasificación del tipo de notas contenidas en los llamados de *S. obsoletus* y *S. o. guadeloupenensis*. Se asignaron las letras *a, b, c, d* para la identificación individual del tipo de nota.

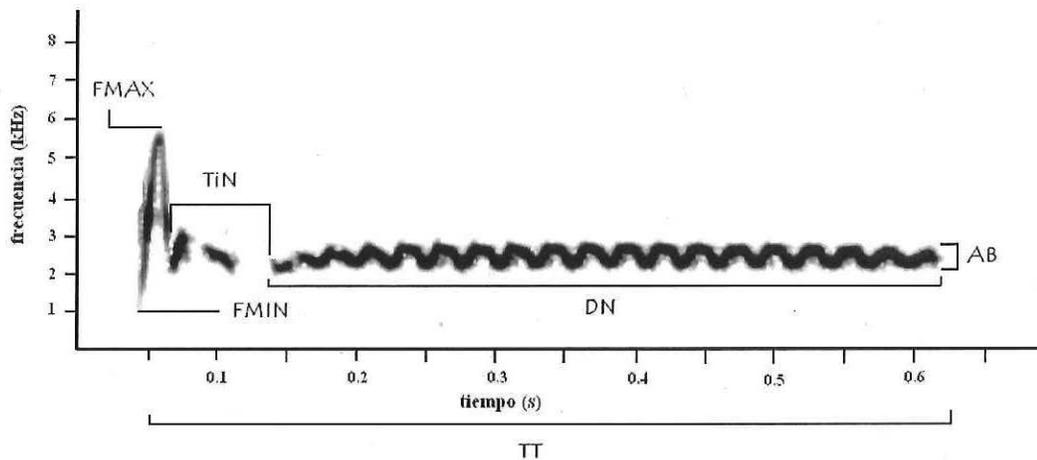


Figura 5. Caracteres cuantitativos medidos en los llamados de *S. obsoletus* y *S. o. guadeloupenensis*. Se analizó y comparó la frecuencia máxima (FMAX), frecuencia mínima (FMIN), ancho de banda (AB), duración de cada nota (DN), tiempo internotas (TiN) y el tiempo total de los llamados (TT) emitidos en Oregon, California e Isla Guadalupe. También se analizó la frecuencia fundamental (FF) de cada nota y se comparó entre las localidades (no ilustrada).

V. RESULTADOS

5.1 ANÁLISIS CUALITATIVO DE LOS LLAMADOS

Se analizó el llamado comúnmente utilizado por los adultos de *Salpinctes obsoletus*, definido con base en su onomatopeya en Inglés “tick-ear” (Bent 1948).

5.1.1 DESCRIPCIÓN DE LOS LLAMADOS DE *Salpinctes obsoletus* EN EL CONTINENTE

Se obtuvieron 110 llamados interpretados por 3 individuos de *S. obsoletus* en Oregon y 50 llamados interpretados por 3 individuos en Sierra Nevada California. Se encontraron diferencias cualitativas y cuantitativas entre los llamados de *Salpinctes obsoletus* obtenidos en las dos localidades continentales.

Los llamados obtenidos en el Malheur National Wildlife Refuge y en Cabin Lake Guard Station no exhibieron diferencias estructurales significativas entre ellos ($t=0.03$ $\alpha_{(2)}=0.05$), por lo que se consideraron como un mismo grupo geográfico.

Los llamados de *S. obsoletus* en Oregon son una frase compuesta por cuatro notas: *a*, *b*, *c*, *d*. La nota *a* presenta frecuencia modulada que se observa en el espectrograma como un trazo a manera de V invertida. La nota *b* es un trazo corto de modulación ascendente mientras que la nota *c* es también un trazo corto pero con modulación descendente. La nota *d* es la de mayor duración en el llamado y se observa como un trazo horizontal de modulación ondulada con un periodo constante a través del tiempo (Fig. 6).

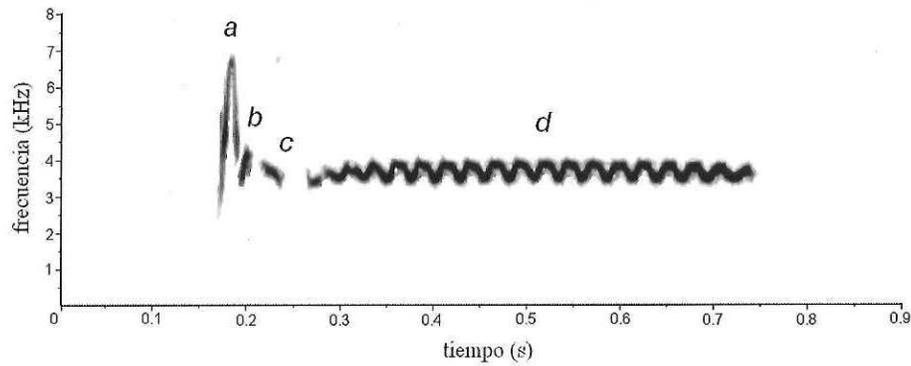


Figura 6. Llamado producido por *Salpinctes obsoletus* en Oregon. El llamado se compone por una frase con 4 notas: *a*, *b*, *c*, *d*, y su duración total promedio es de 0.38 s.

Los llamados obtenidos en Antelope Valley, Sierra Nevada, California se componen por una frase de tres notas: *a*, *b*, *d*. La nota *a* se observa como un trazo de frecuencia ascendente mientras que la nota *b* presenta frecuencia descendente con una modulación corta que asciende. La nota *d* es un trazo horizontal que carece de modulación en su frecuencia (Fig. 7).

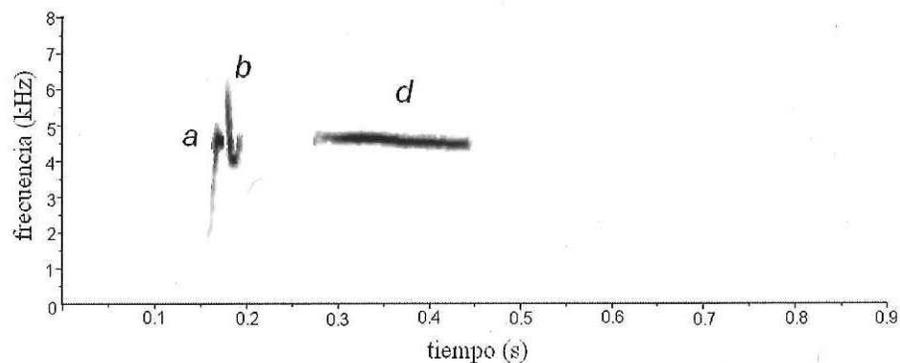


Figura 7. Llamado producido por *Salpinctes obsoletus* en Sierra Nevada California. El llamado se compone por una frase con tres notas: *a*, *b*, *d*, y tiene una duración total promedio de 0.3 s.

5.1.2 DESCRIPCIÓN DE LOS LLAMADOS DE *Salpinctes obsoletus guadeloupsis* EN ISLA GUADALUPE, MÉXICO

Se obtuvieron 72 llamados interpretados por 9 aves adultas. Los llamados de *S. o. guadeloupsis* son una frase compuesta por dos notas: *a* y *d*. La nota *a* es de frecuencia modulada y se observa en el espectrograma como un trazo a manera de V invertida con un armónico tenue. La nota *d* posee una modulación en zigzag y se observa como un trazo horizontal ligeramente ascendente en su inicio con un periodo de modulación que aumenta respecto al tiempo (Fig. 8).

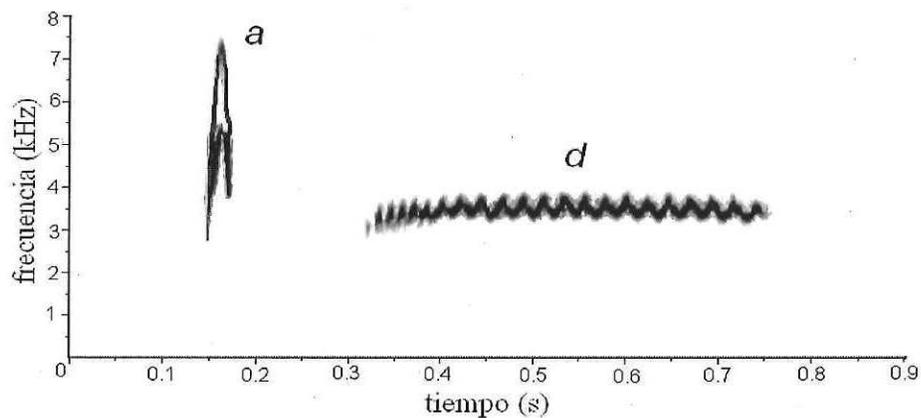


Figura 8. Llamados producidos por *Salpinctes obsoletus* en Isla Guadalupe. El llamado se compone por una frase con dos notas: *a*, *d*, y tiene una duración total promedio de 0.43 s.

Adicionalmente, se obtuvieron algunos llamados emitidos por aves jóvenes de *S. o. guadeloupsis*, encontrando que poseen una estructura muy similar a aquellos producidos por los adultos. Los llamados de los jóvenes de *S. o. guadeloupsis* son una frase con dos sílabas: *a* y *d*. La primer sílaba esta compuesta por la nota *a* que es un trazo doble de

frecuencia ascendente. La segunda sílaba esta compuesta por varias notas de frecuencia ascendente (Fig. 9).

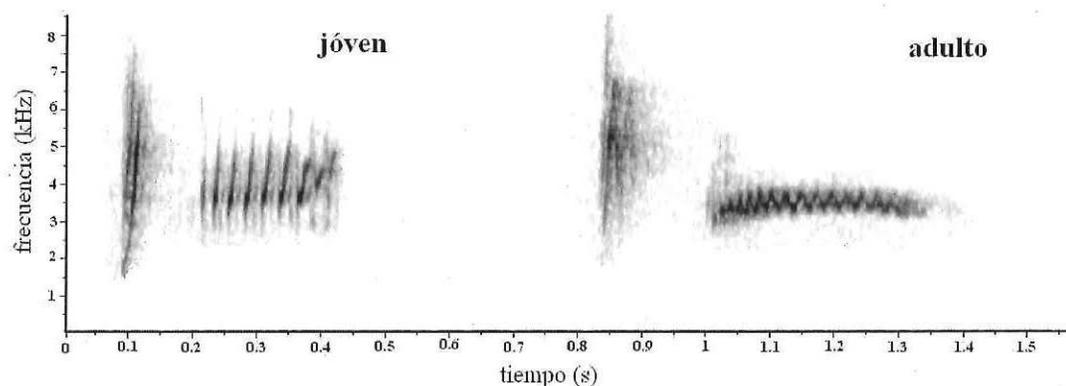


Figura 9. Comparación de los llamados de *Salpinctes obsoletus guadeloupensis* producidos por aves jóvenes y adultas.

5.2 ANÁLISIS CUANTITATIVO DE LOS LLAMADOS.

Los llamados emitidos por las aves de Oregon están compuestos por 4 notas: *a*, *b*, *c*, *d* (Fig. 6). En la Tabla II se observa que la nota *a* es la de mayor ancho de banda (AB) mientras que la nota *d* es la de mayor duración (DN).

Tabla II. Características espectro temporales de los llamados de *S. obsoletus* en Oregon E.U.A. (n = 110, valores promedio \pm SE).

Oregon NN= 4				
nota	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>
FMIN (Hz)	2125.36 \pm 65.20	3562.63 \pm 18.98	3696.09 \pm 13.16	3585.78 \pm 9.86
FMAX (Hz)	7478.07 \pm 26.12	4748.05 \pm 19.39	4304.73 \pm 12.76	4436.95 \pm 11.52
AB (Hz)	5376.53 \pm 65.48	1185.43 \pm 21.05	608.64 \pm 14.86	851.18 \pm 11.74
FF (Hz)	4898.00 \pm 0.05	4120.00 \pm 0.02	4024.00 \pm 0.009	3968.00 \pm 0.007
DN (s)	0.28 \pm 0.0003	0.015 \pm 0.0001	0.19 \pm 0.0002	0.289 \pm 0.006
TiN (s)			0.071 \pm 0.001	
TT (s)			0.389 \pm 0.006	

Los llamados producidos por las aves de California se componen por tres notas de poca modulación: *a*, *b*, *d* (Fig. 7). En la Tabla III se observa que la nota *a* tiene el mayor ancho de banda (AB), mientras que la nota *d* la mayor duración (DN).

Tabla III. Características espectro temporales de los llamados de *S. obsoletus* en California E.U.A. (n = 50, valores promedio \pm SE).

California NN= 3			
	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>d</i>
FMIN (Hz)	1761.28 \pm 54.27	3576.32 \pm 24.78	4206.94 \pm 24.07
FMAX (Hz)	6371.75 \pm 162.32	5777.52 \pm 60.39	4727.66 \pm 12.32
AB (Hz)	4610.46 \pm 192.49	2201.18 \pm 64.74	520.74 \pm 24.44
FF (Hz)	4384.00 \pm 0.04	4038 \pm 0.03	4525 \pm 0.01
DN (s)	0.01 \pm 0.0005	0.016 \pm 0.0004	0.180 \pm 0.004
TiN (s)		0.106 \pm 0.001	
TT (s)		0.303 \pm 0.004	

Los llamados interpretados por las aves de Isla Guadalupe están formados por dos notas clasificadas como *a*, *d* (Fig. 8). En la Tabla IV se observa que la nota *a* tiene el mayor ancho de banda (AB), mientras que la nota *d* presenta la mayor duración (DN).

Tabla IV. Características espectro temporales de los llamados de *S. obsoletus* en Isla Guadalupe, México. (n = 72, valores promedio \pm SE).

Isla Guadalupe NN= 2		
	<i>a</i>	<i>d</i>
FMIN (Hz)	2552.83 \pm 90.13	2881.05 \pm 25.43
FMAX (Hz)	6645.20 \pm 61.09	3995.08 \pm 31.50
AB (Hz)	4092.35 \pm 113.20	1114.02 \pm 29.31
FF (Hz)	5024.00 \pm 0.07	3561.00 \pm 0.02
DN (s)	0.03 \pm 0.0006	0.252 \pm 0.01
TiN (s)		0.147 \pm 0.002
TT (s)		0.432 \pm 0.01

5.3 VARIACIÓN GEOGRÁFICA EN LOS LLAMADOS DE *Salpinctes obsoletus* OBTENIDOS EN CONTINENTE Y EN ISLA GUADALUPE

Se encontró variación geográfica entre los llamados de *S. obsoletus* obtenidos en las diferentes localidades. Se observó la reducción en el número total de notas respecto al gradiente latitudinal norte-sur de las localidades, los llamados producidos en Oregon presentaron el mayor número de notas, seguidos por los de California, mientras que los de Isla Guadalupe presentaron el menor número (Fig. 10).

Para el análisis comparativo de las características espectro temporales se tomaron en cuenta solamente las notas *a* y *d*, mismas que fueron comunes entre los llamados de todas las localidades. Los resultados del ANOVA de la nota *a* indicaron diferencias significativas en todas sus variables de frecuencia y tiempo respecto a la localidad donde se originaron (Fig. 11). Los resultados *post hoc* de una prueba de Tukey confirmaron las diferencias encontradas ($p < 0.05$, g.l. 229). Las frecuencias mínimas (FMIN) presentaron valores de ($F_{(2,229)} = 21.93$, $p < 0.0001$), siendo la FMIN mayor en Isla Guadalupe, intermedia en California y menor en Oregon. Así mismo, se encontraron diferencias entre las frecuencias máximas (FMAX) de la nota *a* ($F_{(2,229)} = 67.16$, $p < 0.0001$) siendo la mayor FMAX en Oregon, intermedia en Isla Guadalupe y menor en California. Se encontraron diferencias entre los valores del ancho de banda de la nota *a* ($F_{(2,229)} = 41$, $p < 0.0001$), siendo el AB mayor en Oregon, intermedio en California y menor en Isla Guadalupe. Por último, se encontraron diferencias en la frecuencia fundamental (FF) ($F_{(2,229)} = 23.63$, $p < 0.0001$), siendo mayor en Isla Guadalupe, intermedia en Oregon y menor en California. Los resultados del ANOVA indicaron diferencias significativas en la duración de la nota

(DN) a entre las localidades estudiadas ($F_{(2,229)}=217.43$, $p<0.0001$, Fig. 12), siendo las de mayor duración aquellas de Isla Guadalupe, seguidas por las notas de Oregon con duración intermedia y por ultimo las de California que presentaron la menor duración.

Los resultados del ANOVA de las variables de frecuencia de la nota d indicaron diferencias significativas entre las localidades estudiadas (Fig. 13). Los resultados *post hoc* de una prueba de Tukey confirmaron las diferencias encontradas ($p<0.001$, g.l. 229). La FMIN fue diferente entre localidades ($F_{(2,229)}= 1036.7$, $p<0.0001$), siendo mayor en California, intermedia en Oregon y menor en Isla Guadalupe. Asi mismo, la FMAX fue diferente ($F_{(2,229)}= 276.49$, $p<0.0001$), siendo mayor en California, intermedia en Oregon y menor en Isla Guadalupe. También el AB fue diferente entre localidades ($F_{(2,229)}= 158.66$, $p<0.0001$), siendo mayor el de Isla Guadalupe, intermedio en Oregon y menor en California. Por último, la FF fue también diferente ($F_{(2,229)}=180.48$, $p<0.0001$), siendo la mayor en California, intermedia en Oregon y menor en Isla Guadalupe. Asi mismo, se encontraron diferencias respecto a la DN d en las distintas localidades ($F_{(2,229)}= 39.93$, $p<0.0001$) siendo de mayor duración aquellas producidas en Oregon, seguidas por las de Isla Guadalupe de duración intermedia y por las de California de corta duración (Fig. 14).

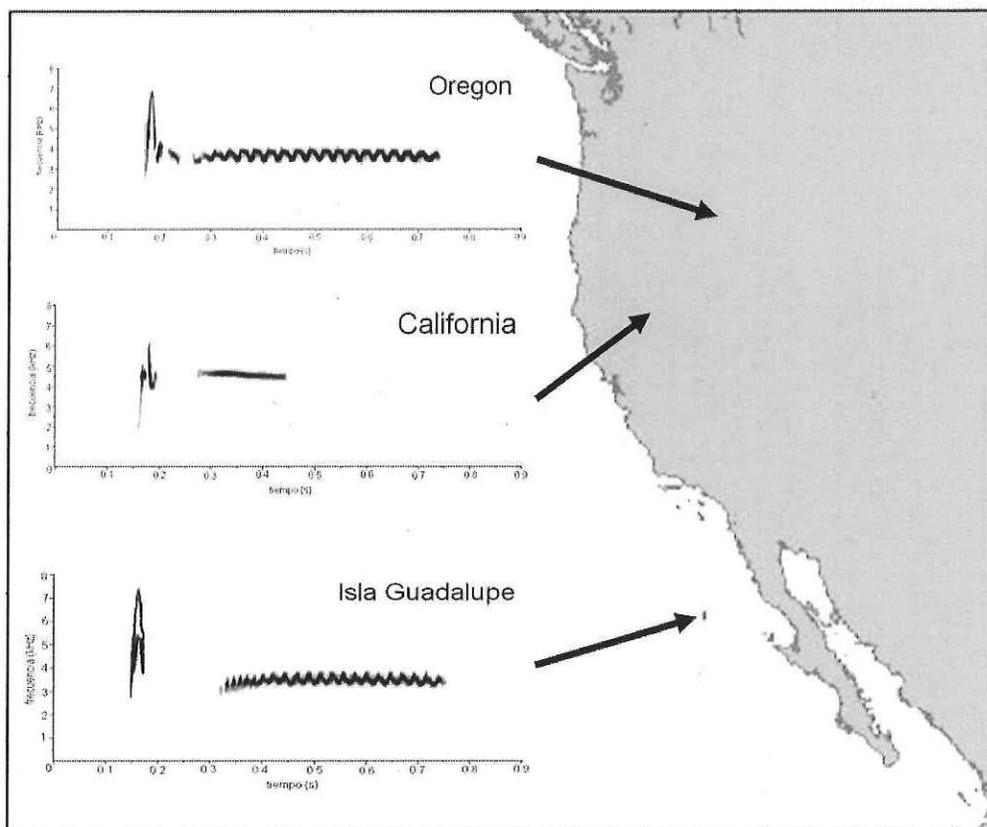


Figura 10. Variación geográfica de los llamados de *Salpinctes obsoletus* de Oregon, Sierra Nevada California e Isla Guadalupe. Se muestra la disminución del número de notas respecto al gradiente latitudinal norte-sur, así como las diferencias en los caracteres cualitativos de las notas.

El tiempo internotas (TiN) fue significativamente diferente entre localidades ($F_{(2,229)}= 492.27$, $p<0.0001$; Fig. 15). El mayor TiN se presentó en Isla Guadalupe, seguido por el TiN intermedio en los llamados de California, mientras que el TiN más corto se presentó en los llamados de Oregon. El tiempo total (TT) de los llamados de *S. obsoletus* fue diferente entre las localidades estudiadas ($F_{(2,229)}= 47.74$, $p<0.0001$). Los llamados producidos en Isla Guadalupe son los de mayor duración total, seguidos por los llamados producidos en Oregon de duración intermedia y aquellos de California fueron los de menor duración total.

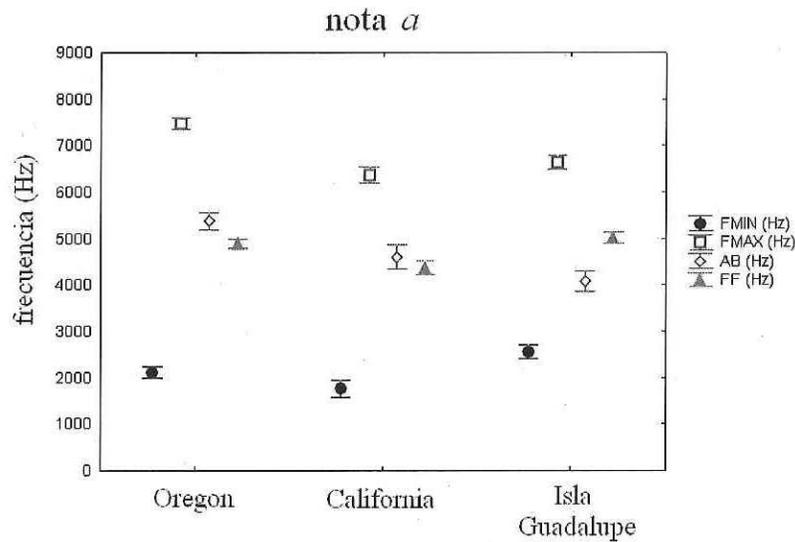


Figura 11. Variación geográfica en las características de frecuencia de la nota *a* en los llamados de *S. obsoletus*. Se encontraron diferencias significativas entre localidades para todas las variables analizadas: FMIN=($F_{(2,229)}=21.93$, $p<0.0001$), FMAX=($F_{(2,229)}=67.16$, $p<0.0001$), AB=($F_{(2,229)}=41$, $p<0.0001$), FF=($F_{(2,229)}=23.63$, $p<0.0001$). Valores reportados = media \pm E.S.

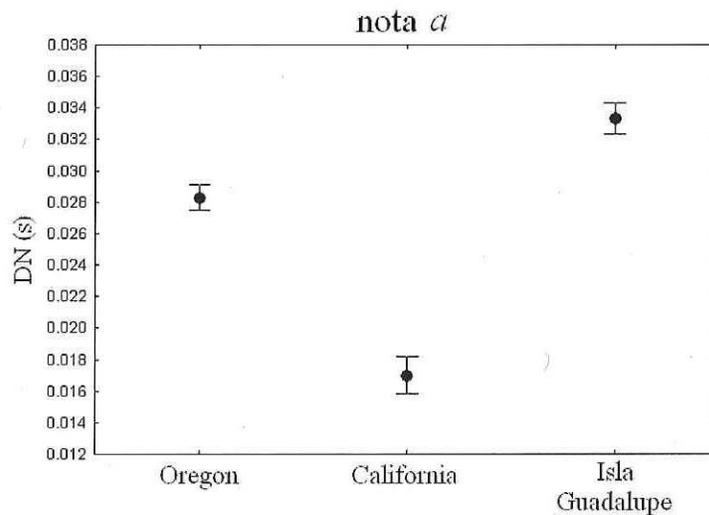


Figura 12. Variación geográfica en la duración de la nota *a* (DN) de los llamados de *S. obsoletus*. Se encontraron diferencias significativas entre la DN entre localidades: DN=($F_{(2,229)}=217.43$, $p<0.0001$). Valores reportados = media \pm E.S.

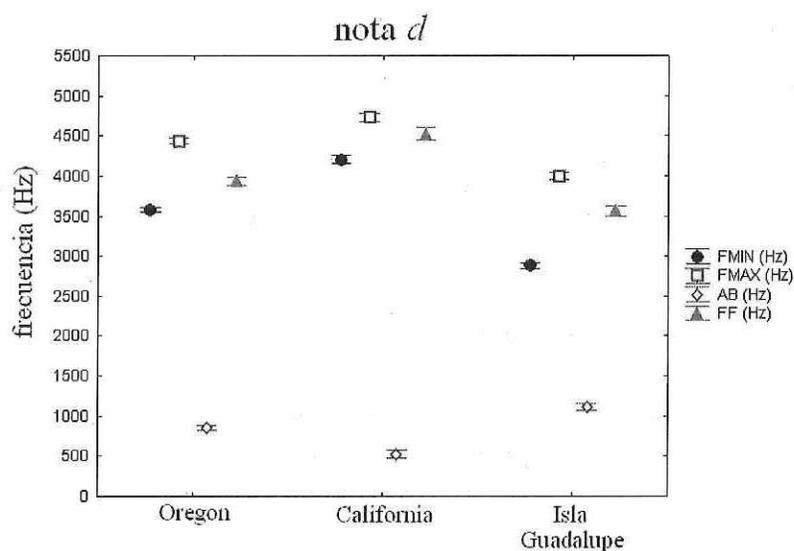


Figura 13. Variación geográfica en los caracteres espectrales de la nota *d* en los llamados de *S. obsoletus*. Se encontraron diferencias significativas entre localidades para todas las variables de frecuencia analizadas: FMIN=($F_{(2,229)}=1036.7$, $p<0.0001$), FMAX=($F_{(2,229)}=276.49$, $p<0.0001$), AB=($F_{(2,229)}=158.66$, $p<0.0001$), FF=($F_{(2,229)}=180.48$, $p<0.0001$). Valores reportados = media \pm E.S.

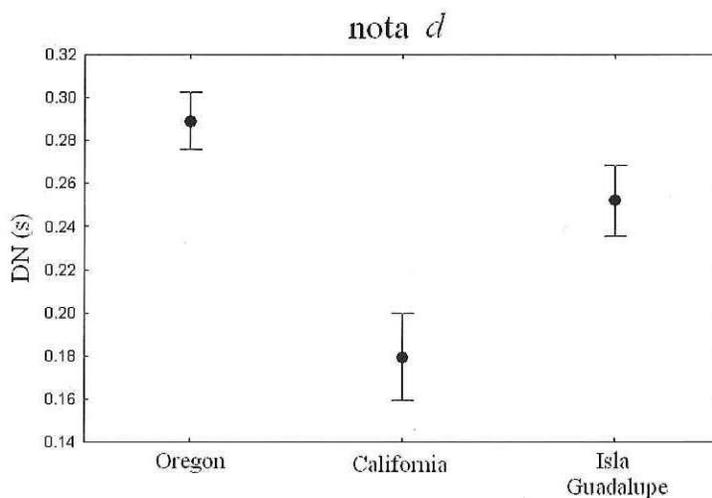


Figura 14. Variación geográfica en la duración de la nota *d* (DN) de los llamados de *S. obsoletus*. Se encontraron diferencias significativas entre la DN entre localidades: DN=($F_{(2,229)}=39.93$, $p<0.0001$). Valores reportados = media \pm E.S.

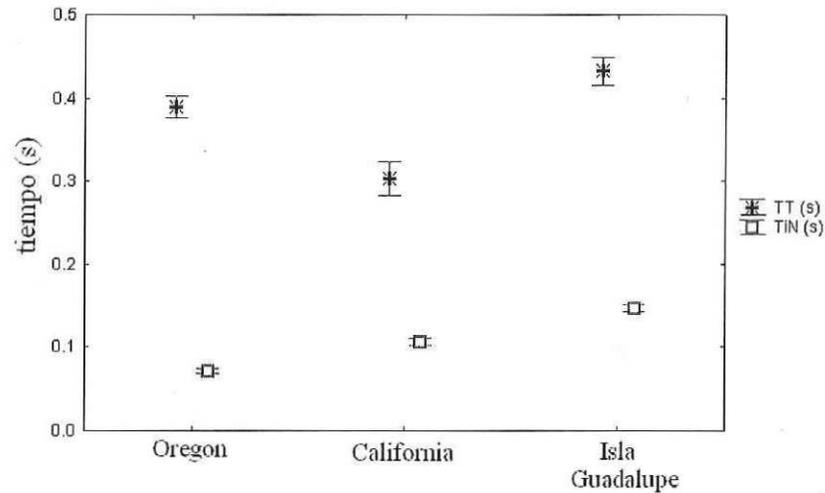


Figura 15. Variación geográfica en el tiempo internotas (TiN) y en el tiempo total (TT) de los llamados de *S. obsoletus*. Se encontraron diferencias significativas en los TiN y TT entre localidades: $TiN = (F_{(2,229)}=492.27, p<0.0001)$, $TT = (F_{(2,229)}= 47.74, p<0.0001)$. Valores reportados = media \pm E.S.

La Tabla V muestra los auto-valores de la matriz de correlación de los dos factores o componentes principales de la nota *a*. Los dos primeros componentes principales explicaron el 66.71 % de la varianza total en la nota *a* de los llamados de *S. obsoletus* obtenidos en Oregon, California e Isla Guadalupe. La Tabla VI muestra las variables que para la nota *a* presentaron una mayor relación con el primer componente principal (factor 1) las cuales fueron la duración de la nota (DN) y la frecuencia fundamental (FF). Las variables que presentaron la mayor relación con el segundo componente principal (factor 2) fueron las frecuencias mínima (FMIN) y máxima (FMAX).

Tabla V. Auto-valores de la matriz de correlación para los dos primeros componentes principales con las variables FMAX, FMIN, FF y DN. Los dos primeros factores explicaron el 66.71 % de la variación de la nota *a* en los llamados de *S. obsoletus* entre localidades.

Nota <i>a</i>				
Factor	Auto-valor	% varianza total	Auto-valor acumulado	% varianza acumulada
1	1.41	35.28	1.41	35.28
2	1.26	31.43	2.67	66.72

Tabla VI. Auto-vectores de la matriz de correlación para los dos primeros componentes principales de la nota *a*. Las variables con mayor aportación a cada factor se indican con un asterisco.

Nota <i>a</i>		
Variable	Factor 1	Factor 2
FMIN	0.35	0.77*
FMAX	0.50	-0.68*
FF	0.68*	0.37
DN	0.75*	-0.24

La Tabla VII muestra los auto-valores de la matriz de correlación de los dos factores o componentes principales de la nota *d*. Los dos primeros componentes principales explicaron el 90.83 % de la varianza total de los llamados de *S. obsoletus* obtenidos en Oregon, California e Isla Guadalupe. La Tabla VIII muestra para la nota *d* aquellas variables que presentan una mayor relación con el primer componente principal (factor 1) las cuales fueron la frecuencia mínima (FMIN) y la frecuencia máxima (FMAX). Las variables que presentaron una mayor relación con el segundo componente principal (factor 2) fueron la duración de la nota (DN) y la frecuencia máxima (FMAX).

Tabla VII. Auto-valores de la matriz de correlación para los dos primeros componentes principales con las variables FMAX, FMIN, FF y DN. Los dos primeros factores explicaron el 90.83 % de la variación de la nota *d* en los llamados de *S. obsoletus* entre localidades.

Nota <i>d</i>				
Factor	Auto-valor	% varianza total	Auto-valor acumulado	% varianza acumulada
1	2.66	66.74	2.66	66.74
2	0.96	24.09	3.63	90.83

Tabla VIII. Auto-vectores de la matriz de correlación para los dos primeros componentes principales de la nota *d*. Las variables con mayor aportación a cada factor se indican con un asterisco.

Nota <i>d</i>		
Variable	Factor 1	Factor 2
FMIN	-0.94*	-0.09
FMAX	-0.92*	-0.23*
FF	-0.91	0.01
DN	0.30	-0.95*

Para detectar la variación en el ancho de banda (AB) de las notas *a* y *d* de las diferentes localidades se consideró la proporción de sus valores promedio tomando en cuenta los llamados emitidos en Oregon como grupo base (Tabla IX).

Se obtuvieron las diferencias proporcionales para la duración de las notas (DN) *a* y *d* con respecto al tiempo total (TT) de los llamados en las tres localidades utilizando sus valores promedio (Tabla X, Fig. 16). Por último, se obtuvieron las proporciones del tiempo internotas (TiN) con respecto al tiempo total (TT) de los llamados de las diferentes localidades (Tabla X, Fig. 17).

Tabla IX. Diferencias proporcionales entre los valores promedio del ancho de banda (AB) de las notas a y d entre localidades. Se consideraron los llamados emitidos en Oregon como grupo base.

	AB California		AB Isla Guadalupe	
	nota a	nota d	nota a	nota d
AB Oregon (grupo base)	0.85	0.61	0.76	1.30

Tabla X. Diferencias proporcionales en la duración de las notas (DN) a y d y tiempo internotas (TiN) con respecto al tiempo total (TT) de los llamados de *S. obsoletus* entre localidades utilizando sus valores promedio. OR= Oregon, CA= California, IG= Isla Guadalupe.

	DN a	DN d	TiN
TT OR	0.07	0.78	0.19
TT CA	0.05	0.58	0.35
TT IG	0.07	0.56	0.35

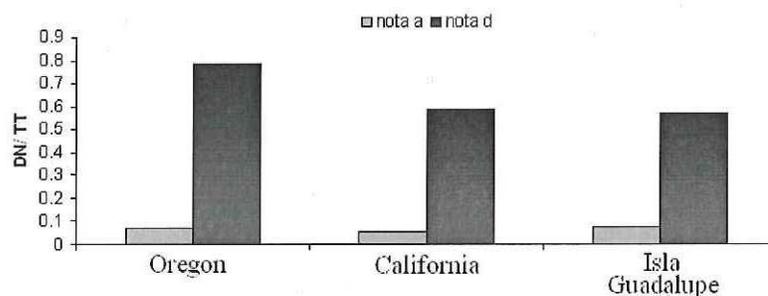


Figura 16. Valores proporcionales de la duración de las notas (DN) a , d con respecto al tiempo total (TT) de los llamados de *S. obsoletus* de Oregon, Sierra Nevada California e Isla Guadalupe.

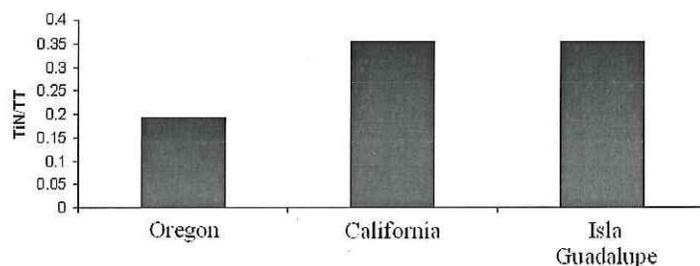


Figura 17. Valores proporcionales del tiempo internotas (TiN) con respecto al tiempo total de los llamados de *S. obsoletus* de Oregon, Sierra Nevada California e Isla Guadalupe.

Se realizó un análisis de agrupamiento considerando la FMIN, FMAX, FF y DN de las notas *a* y *d*, utilizando los primeros 2 factores o componentes principales que explicaron el 63.53 % de la varianza en los llamados según las diferentes localidades (Fig. 18 a). Se encontró que los llamados emitidos en Oregon se caracterizan principalmente por la FMAX de la nota *a*, la DN de ambas notas así como también por la FMIN y la FF de la nota *a*. Los llamados emitidos en Sierra Nevada, California se distinguen por las características de las FMIN, FMAX y FF de la nota *d*. Los llamados emitidos en Isla Guadalupe son caracterizados por las variables DN, FMIN y FF de la nota *a* (Fig. 18 b).

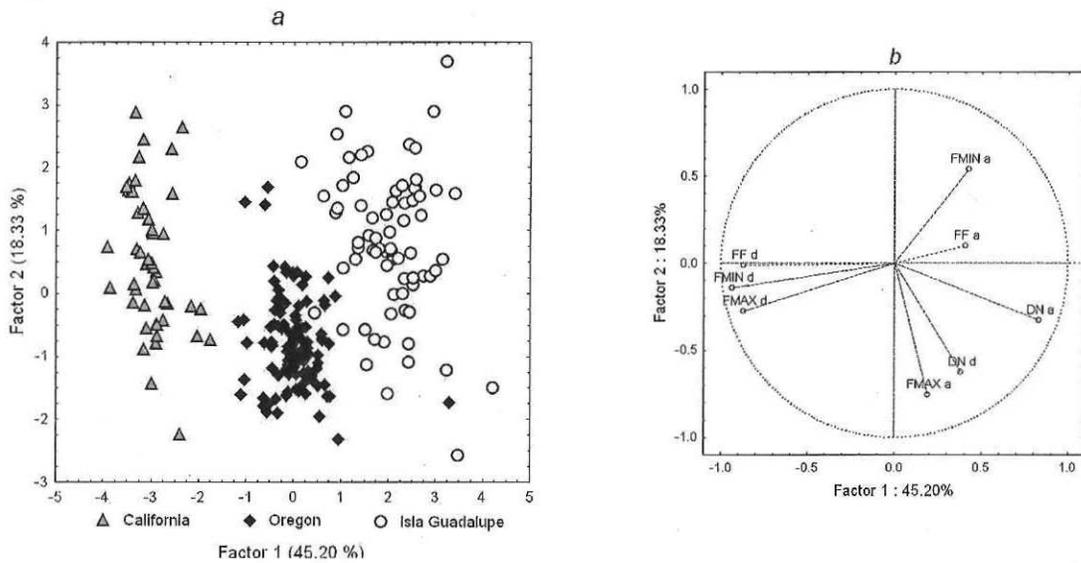


Figura 18. a) Agrupamiento de los llamados emitidos en las diferentes localidades según las características de las variables frecuencia mínima (FMIN), frecuencia máxima (FMAX), frecuencia fundamental (FF) y duración (DN) de las notas *a* y *d*. b) Los llamados emitidos en Oregon se caracterizan principalmente por la FMAX de la nota *a*, la DN de ambas notas así como también por la FMIN y la FF de la nota *a*. Los llamados emitidos en Sierra Nevada, California se distinguen por las características de las FMIN, FMAX y FF de la nota *d*. Los llamados emitidos en Isla Guadalupe son caracterizados por las variables DN, FMIN y FF de la nota *a*.

VI. DISCUSIÓN

6.1 CONTEXTO DEL USO DE LOS LLAMADOS DE *S. o. guadeloupensis* EN ISLA GUADALUPE

Los llamados de *Salpinctes obsoletus guadeloupensis* conservaron las funciones descritas por Lowther *et al.* (2000) para las aves del continente. Los machos tienen preferencia por vocalizar desde sitios específicos dentro de su territorio, mismo que defienden ante la presencia de algún conoespecífico o individuos de otra especie. Los machos utilizaron los llamados de manera energética y repetitiva mientras se mostraron agresivos ante la presencia de otras aves como *Junco insularis* y *Carpodacus mexicanus amplus*, cuando estos intentaron posarse sobre los sitios de *S. o. guadeloupensis* destinados a vocalizar. Los llamados también se utilizaron como llamados de contacto entre adultos y jóvenes en un grupo familiar. Los llamados fueron emitidos de manera constante por los padres mientras se alejaban distancias cortas (10 m) para atrapar insectos a nivel del suelo. *S. o. guadeloupensis* emitió llamados de alarma como respuesta a la presencia humana dentro de su territorio.

6.2 ONTOGENIA DE LOS LLAMADOS DE *S. o. guadeloupensis*

Las grabaciones obtenidas en Isla Guadalupe muestran que las características espectro temporales de los llamados emitidos por los volantones de *S. o. guadeloupensis* son muy similares a los de los adultos. De manera contraria a como sucede en especies que adquieren sus llamados mediante evolución cultural (Ficken *et al.* 1985), los llamados de *S. o. guadeloupensis* son aparentemente innatos. La semejanza entre la estructura de los

llamados de aves de diferentes edades pertenecientes al mismo grupo familiar sustenta la idea de que los llamados son innatos y por lo tanto emitidos por los jóvenes antes que el canto. Las grabaciones en la isla se realizaron hacia el final de la temporada reproductiva (marzo-abril) y no se registró a ningún ave joven cantando, solamente emitiendo llamados. Al parecer, la información contenida en las sílabas que forman el llamado de los jóvenes será adecuada para alcanzar su forma adulta. Según Baptista y Gaunt (1994) dicha adecuación incluirá procesos fisiológicos como la madurez de las funciones cerebrales así como la madurez morfológica de la siringe y demás estructuras relacionadas con la producción de sonidos vocales.

6.3 VARIACIÓN GEOGRÁFICA EN LOS LLAMADOS DE *Salpinctes obsoletus*

Se encontró variación geográfica entre los llamados de la población insular y las poblaciones del continente. Además, se encontró variación en la estructura de los llamados continentales de Sierra Nevada California y Oregon. La variación geográfica de elementos acústicos estereotipados, como los llamados puede ser producida por un flujo genético restringido entre poblaciones, deriva génica o selección natural que adapte las vocalizaciones al medio en que se producen (Lindell 1998).

6.3.1 VARIACIÓN GEOGRÁFICA EN EL NÚMERO DE NOTAS

La variación geográfica en el número total de notas entre las poblaciones continentales se puede explicar por un flujo genético restringido que haya causado la pérdida de genes que codifican las notas ausentes en los llamados de Sierra Nevada. Sin embargo, la estructura que presentan las notas *a* y *b* en los llamados de Sierra Nevada

parece ser también una discontinuidad de la nota *a* debida posiblemente a una mutación. Para conocer más a fondo las causas de la variación geográfica en Sierra Nevada es necesario realizar grabaciones de un mayor número de individuos, complementadas con mediciones morfométricas y análisis genéticos que permitan determinar el grado de aislamiento de la población.

La variación en el número de notas de los llamados de *S. o. guadeloupensis* indica un aislamiento geográfico y posiblemente un aislamiento genético de la población. La pérdida de notas en los llamados de Isla Guadalupe pudo ser causada por deriva génica causada por un efecto fundador ya que la población muy posiblemente se originó a partir de una muestra pequeña de individuos que no corresponde a la diversidad genética original de la población fuente. A pesar de la reducción en la información contenida en tan sólo dos notas, los llamados insulares conservan sus funciones como llamados de contacto y de alerta (según Lowther *et al.* 2000).

6.3.2 VARIACIÓN GEOGRÁFICA EN LAS CARACTERÍSTICAS DE FRECUENCIA

La variación en la frecuencia de las vocalizaciones se ha relacionado con factores dependientes del hábitat (Morton 1975, Wiley 1991, Slabekoorn *et al.* 2002, Baker 2006) y con el tamaño corporal de las aves que se hace evidente en la frecuencia fundamental del sonido (Morton 1975, Ryan y Brenowitz 1985, Laiolo *et al.* 2001, Gil y Gahr 2002, Podos 2004).

Los patrones de frecuencia en los llamados de todas las localidades fueron diferentes para cada una de las notas y no se adecuaron totalmente a la correlación negativa

entre el tamaño corporal y el rango de frecuencia emitida. Nichols y Goldizen (2006) encontraron una discrepancia en la correlación de frecuencia y tamaño corporal en un ave pequeña del bosque mesófilo australiano que utiliza llamados de baja frecuencia. La correlación negativa esperada entre el tamaño corporal y la frecuencia del sonido supone que *S. o. guadeloupensis* emitiría los llamados más graves y que debería tener las frecuencias máxima y mínima menores debido a su tamaño corporal mayor con respecto al de *S. obsoletus* continental. Este patrón sólo se observa en la nota *d* que es la de mayor duración en el llamado y puede estar transmitiendo mayor información que la nota *a*, tornándose la nota más importante del llamado.

Las diferencias en las características temporales y de frecuencia de los llamados de *S. obsoletus* y *S. o. guadeloupensis* pueden ser reflejo de las presiones de selección causadas por el medio ambiente. La hipótesis de adaptación acústica predice que las señales acústicas están estructuradas para maximizar su transmisión bajo condiciones de estrés provocadas por el ambiente en el cual se generan (Morton 1975). Los sonidos sufren una degradación posterior a su emisión lo cual provoca la pérdida de algunas frecuencias, principalmente aquellas más altas, ya que las frecuencias bajas permanecen sin alteración a través de una mayor distancia (Wiley 1991).

Lo anterior tiene una estrecha relación con las características físicas del medio, entre las cuales encontramos la temperatura, humedad, los cambios en la velocidad del viento y el ruido ambiental (Morton 1975, Baker 2006). Las aves que viven en sitios con vegetación densa han adaptado sus vocalizaciones con el fin de conservar la calidad en el sonido transmitido, siendo silbidos breves de frecuencia baja y con poca modulación

(Wiley 1991, Tubaro y Segura 1995). Por otro lado, en hábitats abiertos las aves utilizan trinos modulados, de frecuencia alta y de duración intermedia a larga (Wiley 1991).

Los llamados de *Salpinctes obsoletus* obtenidos en todas las localidades muestran una diferencia en su rango y modulación de frecuencia. Los llamados de *S. obsoletus* en Oregon fueron de duración intermedia con notas moduladas de alta frecuencia, características que corresponden a lo que Wiley (1991) describe como las vocalizaciones utilizadas por aves de hábitats abiertos. De manera sobresaliente, los llamados de *S. obsoletus* en Sierra Nevada California tienen notas con muy poca modulación. Esta característica permite que el mensaje del llamado se transmita a una distancia mayor y de manera efectiva entre la vegetación, como Slabekoorn *et al.* (2002) mencionan para otras especies. El área en donde se grabaron las vocalizaciones de *S. obsoletus* en Sierra Nevada es semiabierto con colinas, en donde un llamado sin modulaciones y de duración corta evitará la degradación del sonido por el choque con la vegetación, así como la posible modificación del mensaje por la formación de reverberaciones.

En ambientes abiertos como Isla Guadalupe, la turbulencia en el medio provocada por el viento es un factor que afecta la transmisión eficiente y efectiva de la señal acústica. El viento fuerte y constante de la isla genera ruido ambiental, principalmente en un rango de frecuencias bajas, por lo que las aves insulares deben emitir sus llamados en un rango de frecuencia más agudo para que no sean enmascarados por el sonido del viento. Esto es aparentemente contradictorio ya que las frecuencias altas son las primeras que se degradan en hábitats abiertos. *S. o. guadeloupenensis* no presentó frecuencias menores a los 2550 Hz, por lo que sus llamados deben estar siendo fuertemente seleccionados con base en su frecuencia y posiblemente favorecidos por sus características temporales. Los llamados

emitidos por *S. o. guadeloupensis* presentaron un número de notas menor que las aves continentales, pero fueron los de mayor duración total y los que presentaron el mayor tiempo internotas. La pausa creada por la desaparición de las notas *b* y *c* puede estar ayudando a que el llamado sea transmitido e identificado con claridad. A una distancia audible las características temporales son poco alteradas pudiendo dar resultados más eficientes de comunicación (Morton 1975).

Las vocalizaciones evolucionan hasta maximizar y optimizar su transmisión a través del medio ambiente en que se generan (Morton 1975). Como consecuencia las especies que viven en hábitats similares estarán bajo presiones de selección convergente y mostrarán características estructurales similares en sus vocalizaciones (Slabekoorn *et al.* 2002). La información contenida en los llamados de *S. obsoletus* está determinada por herencia, mientras que el mecanismo de cómo esa información se transmite está sujeto a factores de selección ejercidos por el medio. Las características en los llamados de *S. obsoletus* y *S. o. guadeloupensis* sugieren que las presiones de selección representativas de hábitats abiertos como en Isla Guadalupe y Oregon son similares, favoreciendo la evolución de notas moduladas de duración intermedia y larga. Por otro lado, encontramos que las presiones selectivas de un hábitat con más vegetación como el de Sierra Nevada California, han favorecido la evolución de notas breves y poco moduladas. La diferencia en el número de notas entre las poblaciones continentales de *S. obsoletus* expone que la distribución geográfica de ambos grupos es discontinua. La población que habita en Sierra Nevada California posiblemente está siendo definida por las características de la cordillera que actúan como barrera provocando aislamiento geográfico. La diferencia en el número de

notas de los llamados de *S. o. guadeloupensis* revela aislamiento geográfico y muy posiblemente genético con respecto a las poblaciones continentales.

VII. CONCLUSIÓN

El presente estudio demuestra la evolución en la comunicación acústica de *Salpinctes obsoletus* en diferentes escenarios ambientales. Es importante considerar la variación geográfica de los llamados entre las poblaciones continentales analizadas, ya que se demuestra que su distribución geográfica no es continua, aspecto que no ha sido previamente examinado en los estudios del género *Salpinctes*.

La presencia de variación geográfica en los llamados de *S. obsoletus guadeloupensis* confirma el aislamiento geográfico de la población que habita Isla Guadalupe. La información acústica obtenida es un complemento a las observaciones morfológicas utilizadas para la definición de los grupos taxonómicos del género *Salpinctes*, confirmando que la población de Isla Guadalupe debe mantener como mínimo su estado de subespecie. Es necesaria la realización de estudios complementarios que se enfoquen detalladamente en el análisis morfológico, genético así como en el análisis del repertorio completo de *S. o. guadeloupensis* que permitan conocer el grado de aislamiento de la población.

VIII. LITERATURA CITADA

- Baker M. C. 1975. Song dialects and genetic differences in White-crowned Sparrows *Zonotrichia leucophrys*. *Evolution* 29: 226-241.
- Baker M. C. y L. R. Mewaldt. 1978. Song dialects as barriers to dispersal in White-crowned Sparrows, *Zonotrichia leucophrys nutalli*. *Evolution* 32:712-722.
- Baptista L. F. 1975. Song dialects and demes in sedentary populations in White-crowned Sparrow *Zonotrichia leucophrys nuttalli*. *University of California Publications in Zoology*. 105:1-52.
- Baptista L. F. 1977. Geographic variation in song and dialects of the Puget Sound White-crowned sparrow. *Condor* 79:356-370.
- Baptista L. F. 1993. El estudio de la variación geográfica usando vocalizaciones y las bibliotecas de sonidos de aves neotropicales. Pp. 15-30. *En:* (P. Escalante-Pliego ed.) Proceedings of IV International Congress of Neotropical Birds (Quito, Ecuador, 1991). Curación moderna de colecciones ornitológicas. American Ornithologists' Union, Washington, DC.
- Baptista L. F. y S. L. Gaunt. 1994. Advances in studies of avian sound communication. *Condor* 96:817-830.
- Baptista L. F. y D. E. Kroodsma. 2001. Foreword: Avian bioacoustics: a tribute to Luis Felipe Baptista. *En: Handbook of the Birds of the World*. Volumen 6, del Hoyo J., A. Elliot y J. Sargatal (eds.) 11-52 p. Lynx Edicions, Barcelona.
- Baptista L. F. y J. E. Martínez Gómez. 2002. La investigación bioacústica de las aves del Archipiélago de Revillagigedo: un reporte de avance. *Huitzil* 3:32-41.
- Baptista L. F. y P. W. Trail. 1992. The role of song in the evolution of passerine diversity. *Systematic Biology* 41:242-247.
- Barker F. K. 2004. Monophyly and relationships of wrens (Aves:Troglodytidae): a congruence analysis of heterogeneous mitochondrial and nuclear DNA sequence data. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 31:486-504.

- Barton D. C., K. E. Lindquist, R. W. Herny III y L. M. Luna Mendoza. 2005. Notas sobre las aves terrestres y acuáticas de Isla Guadalupe. *En: Isla Guadalupe, Restauración y Conservación*. Karina Santos del Prado y Eduardo Peters (eds.) SEMARNAT, INE, CICESE, GECCI, SEMAR.
- Bay M. D. 1999. The type B song of the Northern Parula: structure and geographical variation along proposed sub-species boundaries. *Wilson Bulletin* 111: 505-514.
- Bayers B. E. 1996. Geographic variation of song form within and among Chestnut-sided Warbler populations. *Auk* 113: 288-299.
- Bent A. C. 1948. Life stories of North American Nuthatches, Wrens and their allies. *U.S. Natural Museum Bulletin* 195.
- Bitterbaum E. y L. F. Baptista. 1979. Geographical variations in songs of California House Finches (*Carpodacus mexicanus*). *Auk* 96:462-474.
- Bryant W. E. 1887. Additions to the ornithology of Guadalupe Island. *Bulletin of California Academy of Sciences* 2: 269-318.
- Buckey P. A. y F. G. Buckey. 1972. Individual egg and chick recognition by adult Royal Terns (*Sterna maxima maxima*) *Animal Behavior* 20:457-462.
- Carrington R. 1968. Modulation in bird sounds. *Auk* 85:229-243.
- Castro R. A. Mascarenhas, A. Sánchez-Barba, R. Durazo y E. Gil-Silva. 2005. Condiciones meteorológicas en el sur de Isla Guadalupe, *En: Isla Guadalupe, Restauración y Conservación*. Karina Santos del Prado y Eduardo Peters (eds.) SEMARNAT, INE, CICESE, GECCI, SEMAR.
- Castro R., A. Parés-Sierra y S. G. Marinone. 2003. Evolución y extensión de los vientos Santa Ana de febrero de 2002, en el océano frente a California y Baja California. *Ciencias Marinas* 29:275-281.
- Catchpole C. K. 1983. Variation in the song of the Great Reed Warbler *Acrocephalus arundinaceus* in relation to mate attraction and territorial defense. *Animal Behavior* 31:1217-1225.
- Catchpole C. K. y P. J. B. Slater. 1995. *Bird Song: Biological Themes and Variations*. Cambridge University Press. United Kingdom. 256 pp.

- Cavalli-Sforza, L. L y M. Feldman. 1981. *Cultural Transmission and Evolution: A quantitative approach*. Princeton University Press, Princeton Nueva Jersey, E.U.A.
- Collias N. E. 1963. A spectrographic analysis of the vocal repertoire of the African Village Weaverbird. *Condor* 65:517-527.
- Collias N. E. 1987. The vocal repertoire of the Red Junglefowl: a spectrographic classification and the code of communication. *Condor* 89:510-524.
- Charif R. A., C. W. Clark y K. M. Fristrup. 2004. Raven 1.2 User's Manual. Cornell Laboratory of Ornithology, Ithaca, NY.
- Chilton G., M.O. Wiebe y P. Handford. 2002. Large-scale geographic variation in songs of Gambel's White-crowned Sparrows. *Condor* 104:378-386.
- Dawkins R. 1976. *The Selfish Gene*. Oxford University Press, Oxford.
- Diario Oficial de la Federación. 25 de abril de 2005. SEMARNAT. 9-15 p.
- Diario Oficial de la Federación. 25 de enero de 2002. SEMARNAT. Anexo normativo II.
- Doutrelant C. y M. M. Lambrechts. 2001. Macrogeographic variation in song – a test of competition and habitat effects in Blue Tits. *Ethology* 107:533-544.
- Ellis C. R. Jr. y A. W. Stokes. 1966 Vocalizations and behavior in captive Gambel Quail. *Condor* 68:72-80.
- Evans W. R. 1994. Nocturnal flight call of Bicknell's Thrush. *Wilson Bulletin* 106:55-61.
- Ficken M.S., R.W. Ficken y K. M. Apel. 1985. Dialects in a call associated with pair interactions in the Black-capped Chickadee. *Auk* 145-151.
- Gil D. y M. Gahr. 2002. The honesty of bird song: multiple constraints for multiple traits. *Trends in Ecology and Evolution* 133-141.
- González C. y J. F. Ornelas. 2005. Song structure and microgeographic song variation in Wedge-tailed Sabrewings (*Campylopterus curvipennis*) in Veracruz, Mexico. *Auk* 122:593-607.
- Greene E. 1999. Toward an evolutionary understanding of song diversity in oscines. *Auk* 116:299-301.
- Greenlaw J. S. 1993. Behavioral and morphological diversification in Sharp-tailed Sparrows (*Ammodramus caudacutus*) of the Atlantic coast. *Auk* 110:286-303.

- Grinnell J. 1928. Notes on the systematics of West American Birds. II. *Condor* 30:153-156.
- Hamilton W. J. III. 1962. Evidence concerning the function of nocturnal call notes of migratory birds. *Condor* 64:390-401.
- Hill B.G. y M. R. Lein. 1985. The non-song vocal repertoire of the White-crowned Sparrow. *Condor* 87:327-335.
- Hope S. 1980. Call form in relation to function in the Steller's Jay. *American Naturalist* 116:788-820.
- Howell T. R. y T. J. Cade. 1954. The birds on Guadalupe Island in 1953. *Condor* 56:283-294.
- Howell S. N. G. y S. Webb. 1995. *A Guide to the Birds of Mexico and Northern Central America*. Oxford University Press, Nueva York, E.U.A.
- Huber S. K. y J. Podos. 2006. Beak morphology and song features covary in a population of Darwin's finches (*Geospiza fortis*). *Biological Journal of the Linnean Society*. 88:489-498.
- Irwin D. E. 2000. Song variation in an avian ring species. *Evolution* 54:998-1010.
- Isler M. L., P. R. Isler y B. M. Whitney. 2007. Species limits in Antbirds (Thamnophilidae): the Warbling Antbird (*Hypocnemis cantator*) complex. *Auk* 124: 11-28.
- Jouventin P., T. Aubin y T. Lengagne. 1999. Finding a parent in a King Penguin colony: The acoustic system of individual recognition. *Animal Behavior* 57:1175-1183.
- Kraft P. 1996. Vocal recognition of neighbors by territorial passerines. En: Kroodsma D. E. y Miller E.H. (eds.) *Ecology and Evolution of Acoustic Communication in Birds*. Cornell University Press, Ithaca, Nueva York. 353-374 p.
- Kroodsma D. E. 1975. Song patterning in the Rock Wren. *Condor* 77:294-303
- Kroodsma D. E. 1984. Songs of the Alder Flycatcher (*Empidonax alnorum*) and Willow Flycatcher (*Empidonax traillii*) are innate. *Auk* 101:13-24.
- Kroodsma D. E. y B. E. Byers. 1991. The function(s) of birdsong. *American Zoologist* 31:318-328.
- Kroodsma D. E. y M. Konishi. 1991. A suboscine bird (Eastern Phoebe *Sayornis phoebe*) develops normal song without auditory feedback. *Animal Behavior* 42: 477-481.

- Laiolo P., A. Rolando, A. Delestrade y A. De Sanctis. 2001. Geographical variation in the calls of the Choughs. *Condor* 103:287-297.
- Lanyon W. E. y F. B. Gill. 1964. Spectrographic analysis of variation in the songs of a population of Blue-winged Warblers (*Vermivora pinus*). *American Museum Novitates* 2175: 1-18.
- Leger D. W. y D. J. Mountjoy. 2003. Geographic variation in song of the Bright-rumped Attila (Tyranidae: *Attila spadiceus*): implications for species status. *Auk* 120:69-74.
- León de la Luz J. L., J. P. Rebman y T. Oberbauer. 2005. El estado actual de la flora y la vegetación de Isla Guadalupe. *En: Isla Guadalupe, Restauración y Conservación*. Karina Santos del Prado y Eduardo Peters (eds.). SEMARNAT, INE, CICESE, GECI, SEMAR.
- Lindell C. 1998. Limited geographic variation in the vocalizations of a Neotropical Furnariid, *Synallaxis albescens*. *Wilson Bulletin*. 110:368-374.
- Lowther, P. E., D. E. Kroodsma y G. H. Farley. 2000. Rock Wren (*Salpinctes obsoletus*). *En, The Birds of North America*, No. 486 (A. Poole and F. Gill, eds.). The Birds of North America, Inc., Filadelfia, E.U.A.
- Lynch A., G. M. Plunkett, A. J. Barker y P. F. Jenkins. 1989. A model of cultural evolution of Chaffinch song derived with the meme concept. *American Naturalist* 133:634-653.
- MacDougall-Shackleton S. A., E. A. MacDougall-Shackleton y T. Hahn. 2001. Physiological and behavioral responses of female mountain White-crowned Sparrows to natal-and foreign-dialect songs. *Canadian Journal of Zoology*. 79:325-333.
- Marler P. 1956. The voice of chaffinch and its function as a language. *Ibis* 98:231-261.
- Marler P. 2004. Innateness and the instinct to learn. *Anais da Academia Brasileira de Ciencias* 76: 189-200.
- Marler P. y V. Sherman. 1985. Innate differences in singing behavior of sparrows reared in isolation from adult conspecific song. *Animal Behavior* 33: 57-71.

- Marler P. y P. Tamura. 1962. Song dialects in three populations of White-crowned Sparrows. *Condor* 64: 368-377.
- Merola M. 1995. Observations on the nesting and breeding behavior of the Rock Wren. *Condor* 97: 585-587.
- Miller D. E. y J. T. Emlen Jr. 1975. Individual chick recognition and family integrity in the Ring-billed Gull. *Behavior* 52:124-144.
- Moran R. 1996. The flora of Guadalupe Island, México. *Memoirs of the California Academy of Sciences*, No. 19.
- Morton E. S. 1975. Ecological sources of selection on avian sounds. *American Naturalist* 109:17-34.
- Nicholls J. A. y A. W. Goldizen. 2006. Habitat type and density influence vocal signal design in satin bowerbirds. *Journal of Animal Ecology* 75, 549-558.
- Nottebohm F. 1969. The song of the chingolo, *Zonotrichia capensis*, in Argentina: description and evaluation of a system of dialects. *Condor* 71:299-315.
- Nottebohm F. y M. E. Nottebohm. 1971. Vocalizations and breeding behavior of surgically deafened Ring Doves (*Streptopelia risoria*). *Animal Behavior* 19:313-327.
- Oberbauer T. A. 2005. La vegetación de Isla Guadalupe. Entonces y ahora. *En: Isla Guadalupe, Restauración y Conservación*. Santos del Prado K. y E. Peters (eds). SEMARNAT, INE, CICESE, GECI, SEMAR.
- Peek F. W. 1972. An experimental study of the territorial function of vocal and visual display in the male Red-winged Blackbird. *Animal Behavior*. 20:112-118.
- Phillips A. R. 1986. *The Known Birds of North and Middle America*. Part I. Allan R. Phillips, Denver, Colorado, E.U.A.
- Phillips A. R., J. Marchall y G. Monson. 1964. *The Birds of Arizona*. University of Arizona Press, Tucson. E.U.A.
- Price J. J. y S. M. Lanyon. 2002. Reconstructing the evolution of complex bird song in the Oropendolas. *Evolution* 56:1514-1529.
- Pyle P. 1997. *Identification Guide to North American Birds*, part I. Slate Creek Press. Bolinas, California. 359-350 p.

- Searcy W.A. y K. Yasukawa. 1996. Song and female choice, *En*: Kroodsma D. E. y F.H. Miller (eds.) *Ecology and Evolution of Acoustic Communication in Birds*. Cornell University Press, Ithaca, Nueva York. 454-473 p.
- Sibley D. A. 2000. *The Sibley Guide to Birds*. Alfred A. Knopf, Inc. Nueva York.
- Sosa López J. R. 2007. Variación geográfica en las vocalizaciones del complejo *Campylorhynchus rufinucha* (Aves: Troglodytidae) de México. Tesis Maestría. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. 59 p.
- Suthers R. A. 2004. How birds sing and why it matters. *En*: Marler P. y H. Slabbekoorn (eds). *Nature's Music, the science of birdsong*. Elsevier Academic Press, San Diego. 272-295 p.
- Stokes A. W. 1961. Voice and social behavior of the Chukar Partridge. *Condor* 63:111-127.
- Thayer J. E. y O. Bangs. 1908. The present state of the ornithology of Guadalupe Island. *Condor* 10(3):101-106.
- Tubaro P. L. 1999. Bioacústica aplicada a la sistemática, conservación y manejo de poblaciones naturales de aves. *Etología* 7:19-32.
- Tubaro P. L. y E. T. Segura. 1995. Geographic ecological and subspecific variation in the song of the Rufous-browed Peppershrike (*Cyclarhis gujanensis*). *Condor* 792-803.
- Tubaro P. L., E. T. Segura y P. Handford. 1993. Geographic variation in the song of the Rufous-collared Sparrow (*Zonotrichia capensis*) in eastern Argentina. *Condor* 95: 588-595.
- Tsutsui K., H. Susuki, O. Shimoyoshi, M. Sonohara, K. Akagiri, R. M. Heddle. 1992. ATRAC: Adaptive Transform Acoustic Coding for MiniDisc. 93rd Audio Engineering Society Convention, San Francisco, California.
- Vázquez Miranda H. 2007. Filogeografía de las poblaciones de *Campylorhynchus rufinucha* (Aves: Troglodytidae). Tesis Maestría. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 55 pp.
- Wiley R. H. 1991. Associations of song properties with habitats for territorial oscine birds of eastern North America. *American Naturalist* 138:973-993.

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

White S. J., R. E. C. White y W. H. Thorpe. 1970. Acoustic basis for individual recognition in the gannet. *Nature* 225:1156-1158.

