

Bioacústica aplicada a la sistemática, conservación y manejo de poblaciones naturales de aves

Pablo Luis Tubaro

Laboratorio de Biología del Comportamiento, Instituto de Biología y Medicina Experimental.
Vta. de Obligado 2490 - 1428 Buenos Aires, Argentina.
ptubaro@proteus.dna.uba.ar

Recibido: 15 diciembre 1998; aceptado: 9 febrero 1999.

Resumen. En este trabajo se recopilan y analizan las diferentes aplicaciones de la bioacústica a la sistemática, la conservación y el manejo de las poblaciones de aves silvestres. En particular, se destaca el uso de los cantos en la diagnosis de nuevas especies y el estudio de sus relaciones macrosistemáticas. Asimismo, la bioacústica provee de técnicas poderosas y de bajo costo (en tiempo y dinero) para el monitoreo de la biodiversidad en áreas remotas. Además de la composición de especies, el análisis bioacústico puede permitir la estimación de densidades poblacionales relativas. La técnica de «playback», consistente en la presentación de grabaciones de cantos naturales también puede asistir en la identificación específica e individual, el conteo y captura de animales, y el mapeo de territorios. Dicha técnica puede ayudar en ciertos casos a repeler o atraer hacia áreas seguras a especies que causan problema económicos o accidentes, o bien presentan problemas de conservación.

Abstract. *Bioacoustics applied to systematics, conservation and management of natural populations of birds.* In this paper we compiled and analyzed the uses of bioacoustics in systematics, conservation and bird population management. In particular, the uses of songs in the diagnosis of new species and the study of their macrosystematic relationships are stressed out. Bioacoustics also provide a powerful and economic way (in terms of time and money) for monitoring biodiversity in remote areas. In addition to the species richness, bioacoustic analysis allows the estimation of relative population densities. The playback method, which consists in the broadcast of tape-recorded natural sounds, can be used in individual and species identification, the counting and capture of animals, as well as the mapping of their territories. This method may be useful to repel or attract species causing economic problems or hazards, or present conservation problems, respectively

Key words: bioacoustics, systematics, conservation, aves, playback, biodiversity.

Introducción

La Bioacústica consiste en el estudio del comportamiento de comunicación de los animales a través de señales sonoras. Esta disciplina se ha desarrollado notablemente a partir de la segunda mitad del presente siglo, gracias a la existencia de medios técnicos capaces de almacenar y analizar los sonidos. En los últimos años, la revolución informática ha permitido transformar cualquier computadora personal en una herramienta sofisticada de análisis y síntesis de señales acústicas.

Aunque la mayor parte de los estudios realizados

en bioacústica pertenecen al campo de la investigación básica vinculada a la etología y la sistemática, resulta pertinente tratar de reunir las aplicaciones prácticas que se han desarrollado, especialmente aquellas vinculadas a otras dos áreas: la conservación y el manejo de poblaciones naturales. Obviamente, la mayoría de estos desarrollos surgen y son aplicables a los cuatro grupos principales de organismos que emplean señales acústicas para comunicarse: insectos, anfibios, mamíferos y aves, pero atendiendo a mi sesgo personal ornitológico me concentraré exclusivamente en el último grupo. Aquellos interesados en una recopilación más general de las

aplicaciones de la bioacústica en conservación de vertebrados pueden recurrir a Baptista & Gaunt (1997).

La bioacústica como herramienta sistemática

La sistemática biológica es la disciplina encargada del estudio de las relaciones de parentesco entre las especies, y como tal no sólo provee una descripción del patrón evolutivo sino también brinda información sobre los procesos responsables de dicho patrón. Esta tarea es de gran importancia en sí misma, pero en los últimos años la labor sistemática ha recibido mayor interés en función de los problemas de conservación que sufren buena parte de las especies del planeta. Grandes esfuerzos se han dirigido a estimar la biodiversidad del planeta e identificar las áreas donde ésta es más elevada con el fin de establecer prioridades de conservación. Para ello es necesario diagnosticar a las especies y establecer sus relaciones de parentesco (Brooks et al. 1992; Moritz 1994). La bioacústica puede aportar nuevas perspectivas para resolver estas cuestiones.

En especies con aprendizaje vocal, la experiencia auditiva puede variar mucho entre individuos y poblaciones lo cual produce divergencia en los fenotipos vocales. Si los cantos cambian muy rápido, las características comunes que indican la relación entre las especies tienden a perderse a medida que pasa el tiempo. Es por esta razón que en una revisión sobre el uso de canto en sistemática Payne (1986) concluyó que éste es potencialmente útil como carácter taxonómico para distinguir entre especies cogenéricas pero no para diferenciar grupos a niveles mayores de la jerarquía sistemática. Por supuesto, no todas las especies aprenden a cantar y fuera de los Passeriformes oscines, los picaflones (Apodiformes) y los loros (Psittaciformes), no existen evidencias concluyentes de que la experiencia auditiva afecte las vocalizaciones producidas por las restantes aves (Kroodsma, 1982). Más aún, en base a experimentos de ensordecimiento, aislamiento acústico, hibridación y cuidado aloparental se ha demostrado que la estructura del canto es innata en palomas (Lade & Thorpe 1964; Nottebohm & Nottebohm, 1971; Baptista 1996). Resultados similares han sido obtenidos en al menos tres especies de passeriformes suboscines (Fam. Tyrannidae, Kroodsma, 1984, 1985, 1989; Kroodsma & Konishi 1991). En aquellos grupos en que el canto es innato no habría entonces una razón a priori para descartar su uso en el estudio de las relaciones filogenéticas profundas entre las especies.

Diagnóstico de nuevas especies

El estudio de las vocalizaciones puede ser una herramienta adecuada para descubrir y confirmar las diferencias entre especies. Ya en 1789, White diferenció entre dos especies crípticas de mosquiteros paleárticos (*Phylloscopus collybita* y *P. trochilus*) en base al canto, y más recientemente Martens (1982) y Helbig et al. (1996) reconocieron a través de caracteres moleculares, vocalizaciones y comportamiento general, que el complejo *P. collybita* está formado por al menos cuatro especies di-

ferentes. Existen muchos otros ejemplos similares que pueden encontrarse recopilados en Becker (1982) y Payne (1986), pero por una cuestión de economía de espacio sólo mencionaré algunos casos sobresalientes de la región Neotropical. Las diferencias de canto han sido fundamentales en la taxonomía de los papamoscas (Passeriformes: Tyranniidae) pertenecientes a los géneros *Myiarchus* (Lanyon, 1967, 1978) y *Empidonax* (Stein, 1963; Johnson & Marten, 1988). Más recientemente, los estudios realizados sobre la estructura del canto de *Thamnophilus punctatus* (Passeriformes: Formicariidae) recomendaron su división en no menos de seis especies plenas (Isler et al., 1997). Basándose en las diferencias de canto encontradas entre pares de especies hermanas de formicariidos, se ha sugerido que poblaciones alopátricas que difieran en por lo menos tres caracteres vocales podrían ser consideradas especies diferentes (Isler et al., 1998).

El concepto de especie biológica, centrado en el aislamiento reproductivo, resulta problemático cuando se desea aplicar a formas alopátricas (especialmente aquellas morfológicamente similares). Debido al papel que cumple el canto en la defensa territorial y en el reconocimiento y elección de pareja (Peek, 1972; Krebs, 1977; Catchpole, 1983), la evaluación de las respuestas dadas por machos y hembras frente a la reproducción de grabaciones de canto («playbacks») puede constituir un test de especiación en ausencia de contacto geográfico. Por ejemplo, Lanyon (1963, 1969) evaluó las respuestas de poblaciones aisladas de *Myiarchus* frente a cantos de distinta procedencia, llegando a la conclusión de que la ausencia de diferencias en las respuestas justificaba su inclusión en una misma especie. En otros casos, las diferencias de canto están asociadas a respuestas diferenciales sugiriendo que se trata de especies distintas.

Muchas especies de aves, particularmente aquellas que aprenden sus cantos, presentan niveles de variación individual y geográfica que pueden dificultar el uso de la vocalización en la diagnosis de especies. Un caso notable de variación es el de los dialectos, es decir, formas de canto características de una población. En la Figura 1 se muestran algunos de los principales patrones de variación del canto del chingolo (*Zonotrichia capensis*) en el este de Argentina. El canto está formado por una introducción compuesta por un número variable de notas silbadas, seguido por un trino que consiste en la repetición más o menos rápida de una misma nota con una marcada modulación descendente de frecuencia. Dentro de una localidad cada macho canta una introducción diferente, pero todos son muy similares en cuanto a la tasa de repetición de las notas del trino. Esta última característica es la que define el dialecto en esta especie (Nottebohm, 1969; Handford, 1988). Estudios realizados en el laboratorio y el campo muestran que el canto es aprendido (al menos las características que definen el dialecto, Tubaro et al., 1997) y que los dialectos no se correlacionan con poblaciones genéticamente diferenciadas (Lougheed & Handford, 1992; Lougheed et al., 1993).

El significado biológico de las respuestas evocadas por los «playbacks» debe ser evaluado con mucho cuidado ya que la existencia de diferentes patrones de

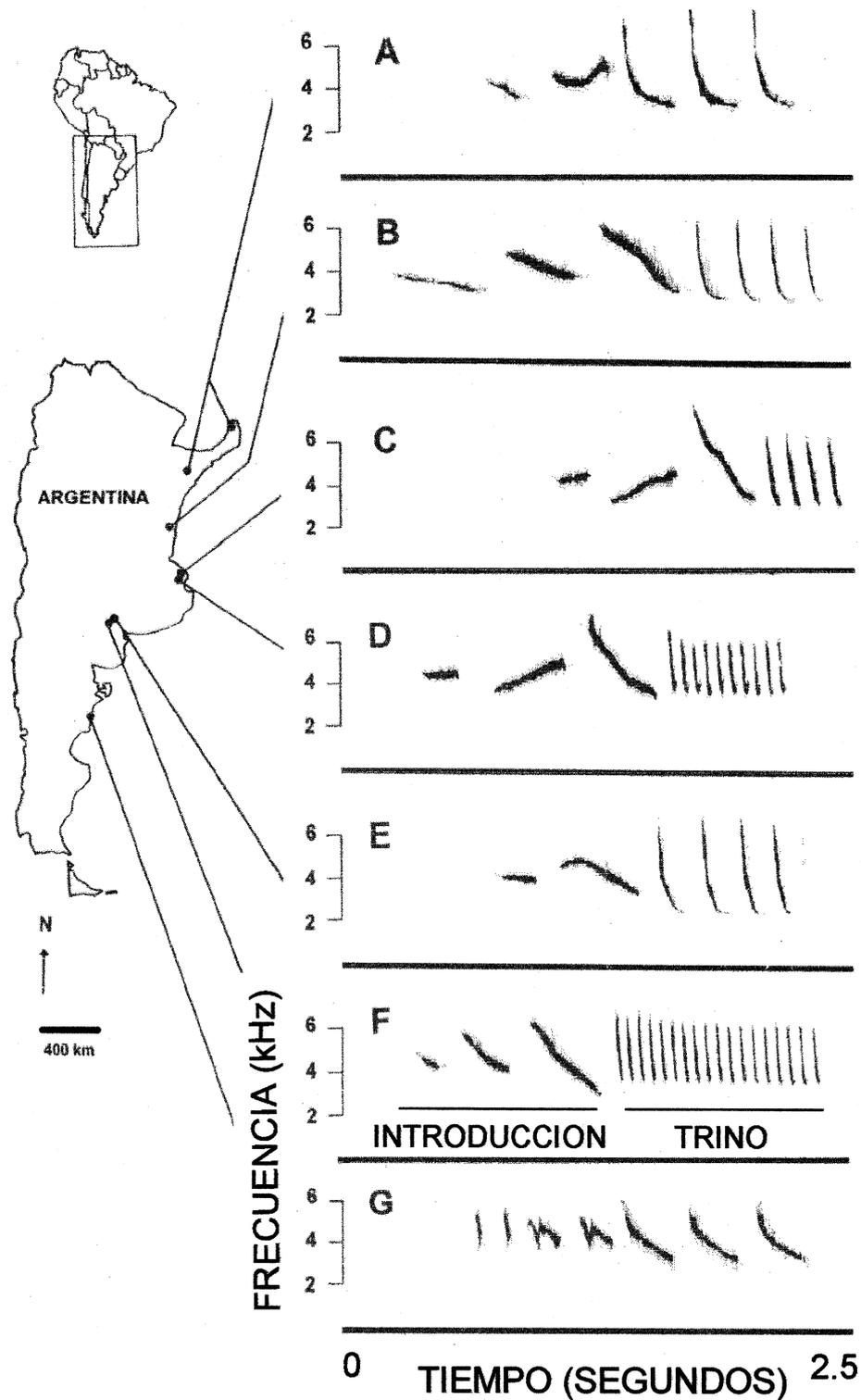


Figura 1.- Cantos representativos de diferentes dialectos del chingolo (*Zonotrichia capensis*) en el este de Argentina. En particular, los dialectos difieren en la tasa de repetición de la parte posterior del canto, denominada trino. Las introducciones también varían entre los machos de un mismo dialecto. En el caso de los chingolos de Patagonia (canto G) el trino puede estar ausente por completo.

canto dentro de una misma especie puede producir diferentes niveles de respuesta tanto en machos como en hembras (Baker et al., 1981, 1984). En otros casos, la experiencia interespecífica en áreas de simpatria puede provocar respuestas significativas frente a las vocalizaciones de otras especies (Falls & Szijj, 1959). Sin embargo, la variación geográfica de los cantos aprendidos puede dar pautas importantes de los patrones de expansión y colonización de las poblaciones (Mundinger, 1975;

Baptista, 1975; Lynch & Baker, 1986). En poblaciones migratorias que vocalizan durante todo el año, el canto puede ayudar a identificar sus áreas de invernada (Miller, 1963; Gorski, 1969; 1971, DeWolfe & Baptista, 1995).

Reconstrucción de las relaciones filogenéticas

Más controvertidas son las aplicaciones de la bioacústica en el campo de la macrosistemática, pues como dije antes, la estructura del canto se ha considerado excesiva-

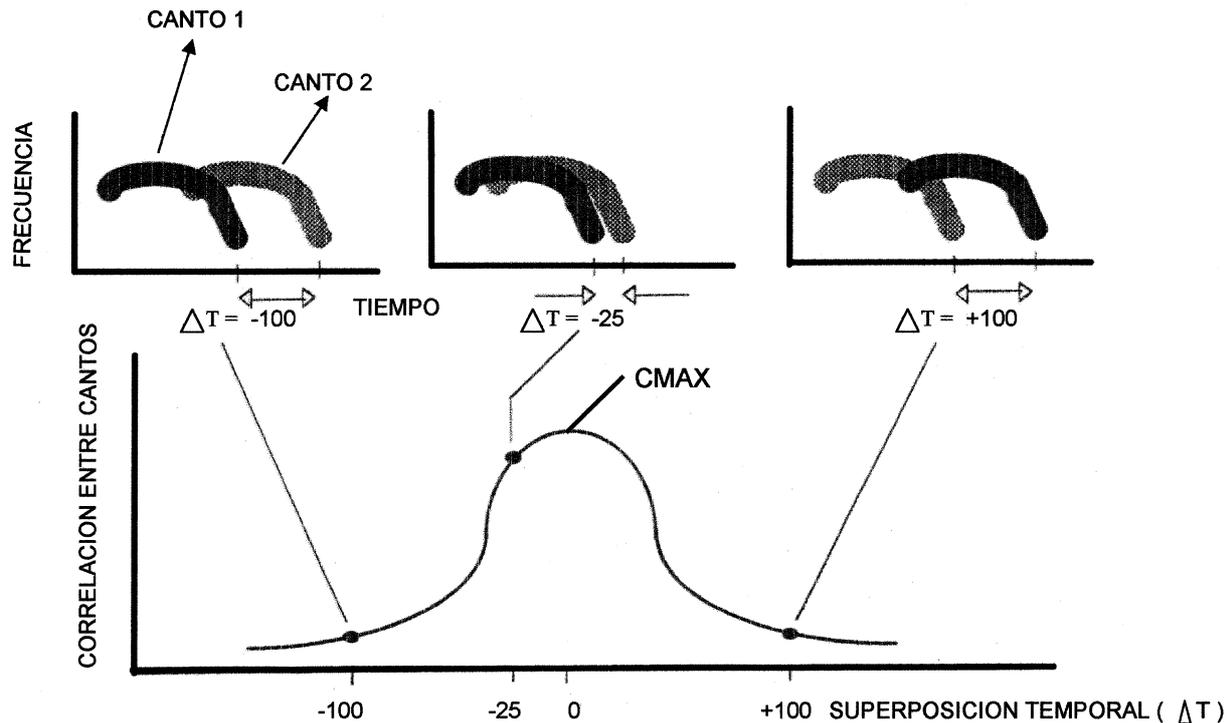


Figura 2.- Procedimiento de correlación de sonogramas incluidos en programas como Canary y Signal. Los valores de correlación entre pares de cantos se calculan a partir de la amplitud de las señales para cada una de sus diferentes frecuencias. Dicha correlación cambia de acuerdo al grado de superposición temporal entre los sonogramas. El valor máximo de correlación (CMAX) sirve como una medida de la similitud entre sonogramas y puede utilizarse para el reconocimiento de individuos, especies, e incluso la reconstrucción filogenética. Los valores de ΔT a los que se alcanza CMAX se utilizan para posicionar sujetos en el espacio. (Figura modificada de Beeman, K. 1996. SIGNAL V 3.0. Signal User's Guide [IBM PC]. Engineering Design, Belmont, Massachusetts, pag. 27-13).

mente lábil como para reflejar las relaciones históricas profundas entre las especies (Payne, 1986). Dicha posición puede haber surgido como consecuencia del papel dominante que han tenido las especies con aprendizaje vocal en los estudios bioacústicos, pero probablemente refleja un prejuicio más general acerca de la utilidad del comportamiento en sistemática (Atz, 1970). Estudios recientes han demostrado que el comportamiento no es más homoplásico que la morfología o los caracteres genéticos (deQueiroz & Wimberger, 1993), pero poco trabajo específico ha sido realizado en base al canto.

Los cantos innatos que exhiben buena parte de las especies de aves son muy estereotipados, estables y podrían ser tan buenos como otros caracteres morfológicos tradicionalmente empleados en los estudios de sistemática. McCracken y Sheldon (1997) analizaron la estructura del canto de 14 especies de garzas (Ciconiiformes: Ardeidae) sobre una filogenia de hibridación de ADN, hallando una congruencia significativa entre el número, estructura y frecuencia fundamental de las sílabas, y las relaciones de parentesco basadas en el ADN. Otras variables como el ancho de banda o frecuencia enfatizada no mostraron una relación con la filogenia. Esto puede ser consecuencia de que las últimas dos variables afectan a la penetración del sonido en el ambiente y por lo tanto están sujetas a una alta convergencia.

En nuestro laboratorio hemos comenzado a analizar la información filogenética contenida en las vocalizaciones de las palomas americanas (Columbiformes:

Columbidae) y trepadores (Passeriformes: Furnariidae), comparando la topología de los árboles obtenidos en base a la similitud de los cantos con la estructura de los árboles basados en morfología. El proceso es complejo e involucra tres etapas: a) construcción de una hipótesis filogenética basada en la estructura del canto, b) comparación de la filogenia basada en el canto con la filogenia de referencia disponible para el grupo, obteniendo una medida de distancia topológica entre los árboles, y c) evaluar estadísticamente este valor de distancia a fin de establecer si los árboles son más congruentes entre sí que lo que se espera por azar. Para la construcción de los árboles de canto se compararon los sonogramas (espectros de frecuencia en función del tiempo) de los cantos de las diferentes especies empleando la función de correlación disponible en programas como Canary (Cornell Laboratory of Ornithology, USA). Este algoritmo correlaciona la amplitud de las frecuencias de cada par de cantos en cada una de las ventanas temporales del análisis. Dicho análisis se repite para diferentes valores de superposición temporal entre los cantos que se comparan (Figura 2). El valor máximo de correlación se toma como un índice de similitud entre especies y se utiliza para la construcción de un árbol mediante la técnica de «neighbor-joining». Debe tenerse en cuenta que este índice de similitud es insensible a la similitud de forma para señales que están desplazadas en el campo de la frecuencia (dos cantos iguales cuyas frecuencias no se superponen producen una similitud nula). Esta debilidad del método puede corregirse mediante rutinas de

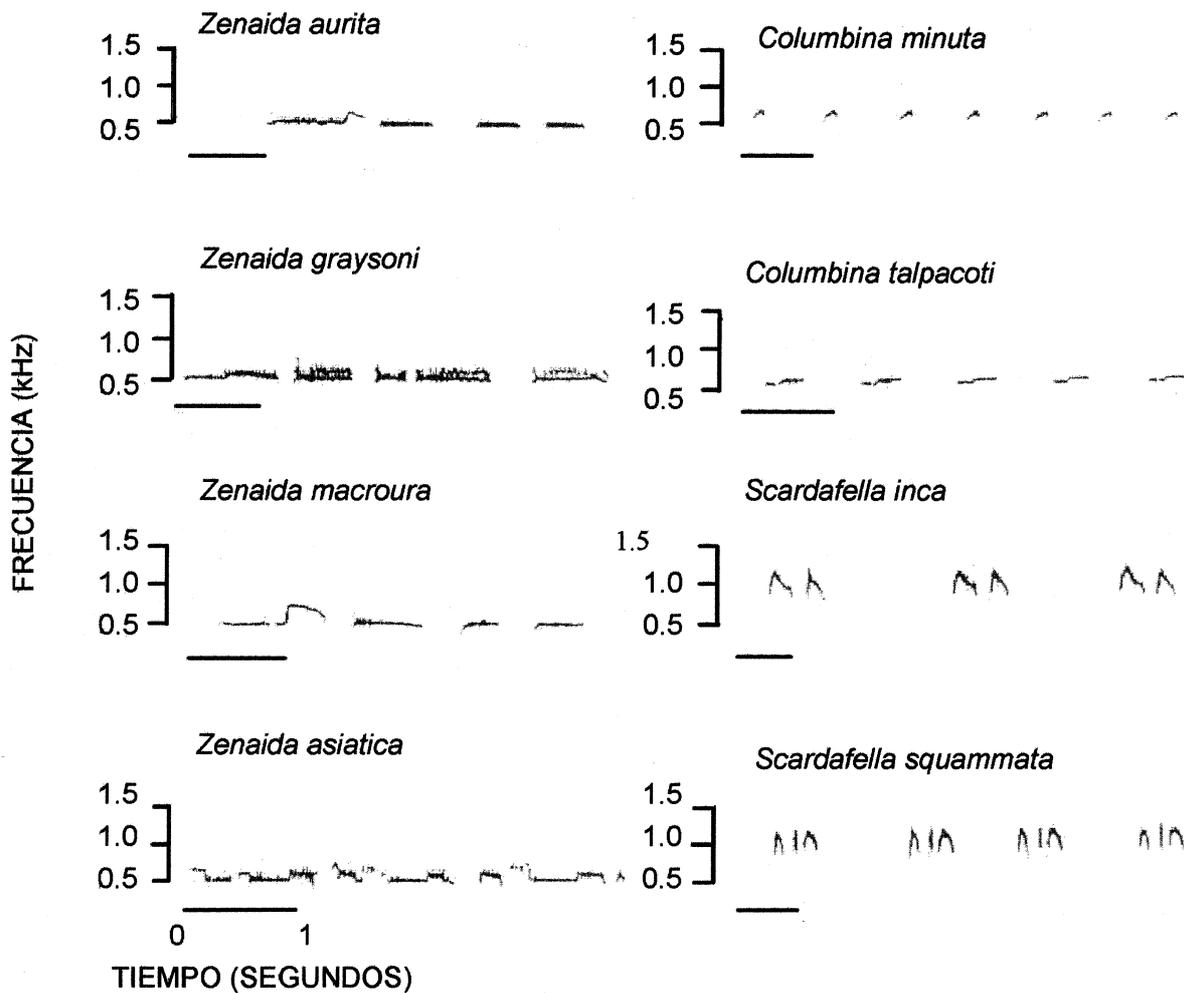


Figura 3.- Cantos de palomas americanas pertenecientes a los géneros *Zenaida*, *Columbina* y *Scardafella*. Nótese la similitud estructural entre las especies pertenecientes al mismo género y las diferencias entre ellos. En particular, los cantos de *Zenaida* presentan varias notas, siendo al menos la primera de ellas modulada en frecuencia. En el caso de las especies del género *Columbina*, éstas repiten una misma nota un gran número de veces a intervalos regulares menores a 1 segundo. Finalmente, el género *Scardafella* se caracteriza por cantos de dos o tres notas moduladas en frecuencia, significativamente agudos, que son cantados de manera repetitiva como en *Columbina*, pero a intervalos mayores.

alineación de frecuencias previas al cálculo de la correlación. Estas opciones están desarrolladas en programas más avanzados como Signal (Engineering Design, USA). Para comparar la estructura del árbol de canto con la filogenia de referencia se utilizó el programa Component (Page, 1995), el cual provee varias medidas de distancia basadas en el cálculo del número de subárboles (árboles mínimos de 3 especies) no compartidos. Finalmente, para evaluar estadísticamente este resultado, se comparó el árbol de referencia contra una población de árboles generada por azar, obteniéndose una población de valores aleatorios de distancia. Si la distancia entre el árbol de canto y la filogenia de referencia es menor al 95% de las distancias aleatorias el resultado se considera significativo. En otras palabras, el árbol de canto es congruente con la filogenia de referencia, lo cual indica que la estructura del canto contiene información filogenética. La Figura 3 muestra la variación estructural entre diferentes especies de palomas americanas y muestra claramente

que los cantos de las especies de un mismo género son muy similares entre sí pero difieren consistentemente en relación a los otros grupos.

La teoría sistemática actual (cladismo) requiere de la definición de grupos monofiléticos (es decir aquellos que incluyen a un ancestro y a todos sus descendientes directos). Tales grupos son reconocidos a través de la posesión de novedades evolutivas compartidas (sinapomorfías). La identificación de estas homologías debe realizarse a partir de la distribución de los caracteres sobre un cladograma construido en base al criterio de parsimonia, y para que este criterio pueda aplicarse los caracteres deben ser discretos. Por lo tanto, una dificultad en cuya solución debe trabajarse es en el desarrollo de una metodología para la identificación de caracteres discretos dentro de la estructura de las vocalizaciones. La mayoría de los caracteres vocales que pueden ser rigurosamente medidos y automáticamente comparados entre especies tienen que ver con variables acústicas

cuantitativas tales como frecuencias y tiempos de duración, y no existen hasta el momento criterios universalmente aceptados acerca de cómo transformarlos en caracteres discretos (Archie, 1985).

La bioacústica como herramienta de conservación

Identificación de especies en el campo

El uso del canto como método de identificación de especies en el campo es particularmente apropiado bajo condiciones en que la observación directa se encuentra reducida por la vegetación o por la falta de luz en las especies de hábitos nocturnos. Las aves en general y los machos en particular durante el período reproductivo, son extremadamente vocales y eso facilita su detección a grandes distancias y aún desde vehículos en movimiento.

Entre 1992 y 1996 se llevó a cabo un estudio de la situación de conservación de la loica pampeana (*Sturnella defilippii*) en el extremo suroeste de las pampas argentinas (Tubaro & Gabelli, 1999). Como las demás especies pertenecientes al género *Sturnella*, la loica pampeana frecuenta terrenos abiertos con pastizales naturales altos. Estos pastizales se han reducido notablemente a partir de 1890 como consecuencia de la intensificación de la agricultura y ganadería en la región, a punto tal que la especie ha desaparecido del 90% de su área de distribución original y ha sido incluida en la categoría de especie en peligro (Collar et al., 1994). En su área de distribución actual la especie es simpátrica con otras dos especies cogenéricas: el pecho colorado chico (*S. superciliaris*) y la loica patagónica (*S. loyca*), con las cuales puede ser confundida. En ausencia de perchas elevadas, la detectabilidad de los ejemplares habitualmente parados en el piso es muy limitada, excepto durante la época de cría en la cual los machos ejecutan una serie de despliegues de vuelo que incluyen ascensos de 10 a 25 metros, que culminan con la emisión de una vocalización en el punto más elevado de la trayectoria. Además, el repertorio de las loicas incluye otra forma de canto emitido mientras el ave está posada, así como también varias formas de llamadas. Debido a que los cantos y llamadas tienen estructuras diferentes entre especies, resultó posible identificarlas acústicamente desde un vehículo en movimiento (Figura 4). Más aún, debido a que los cantos de cada macho son diferentes es posible utilizar esta señal como un método auxiliar para estimar el tamaño de la población (Tubaro & Gabelli, 1999).

El monitoreo acústico a partir de grabaciones puede ser especialmente útil y económico para estimar biodiversidad en regiones de selva. Parker (1991) logró identificar mediante el registro de los coros matutinos de apenas 5 días al 85% de las 287 especies en una región del Amazonas boliviano. El registro del total de especies de la zona empleando las técnicas convencionales de captura con redes requirió de 54 días de campaña por parte de un equipo de 7 ornitólogos. Hay que destacar que la obtención de los registros puede realizarse en ausencia del especialista que efectúe posteriormente la

identificación y puede también servir de base para el monitoreo periódico de regiones remotas con un mínimo costo e infraestructura. En la actualidad, la identificación de especímenes acústicos se ve facilitada por la proliferación de cassettes y discos compactos con muestras representativas de los cantos de los diferentes grupos de aves o regiones. Existen además instituciones de referencia con importantes colecciones bioacústicas como las enumeradas en el Apéndice 1.

La identificación visual de especies y ejemplares puede realizarse con la asistencia de «playbacks» de canto o llamadas. Muchas especies territoriales responden agresivamente a la intrusión simulada a través de una grabación de un canto coespecífico. En general, dicha respuesta implica una aproximación del ave a la fuente de estimulación y/o un aumento de su tasa de canto, todo lo cual la hace mucho más detectable. De acuerdo con Baptista & Gaunt (1997), la identificación y el censo de especies asistido por «playbacks» es especialmente apropiado en cuatro situaciones: 1) especies raras o amenazadas con baja densidad poblacional, 2) especies nocturnas, 3) especies de hábitos poco conspicuos, y 4) especies que viven en lugares con alta densidad de vegetación y baja visibilidad.

Por supuesto, cada caso particular requiere del empleo de una grabación especie-específica. Incluso para aquellas especies que presentan variación geográfica e individual del canto resulta crítica la naturaleza del estímulo a emplear. Por ejemplo, en el chingolo de corona blanca (*Z. leucophrys*), el uso de cantos de machos no vecinos pertenecientes al propio dialecto desencadena la máxima respuesta por parte de los machos, pero ésta decae a medida que se ensayan dialectos progresivamente más diferentes al cantado por el sujeto blanco (Baker et al., 1984).

Identificación de individuos, sexo y mapeo de territorios

De manera similar a la forma en que el canto es utilizado para distinguir entre especies, éste puede ser empleado para diferenciar el sexo y la identidad del emisor. El caso más simple es cuando sólo uno de los sexos (generalmente el masculino) canta. Cuando ambos vocalizan, se requiere para el sexado de diferencias consistentes en algún parámetro del canto. Por ejemplo, para el caso de la paloma *Streptopelia decaocto* se halló que los cantos de las hembras poseen una frecuencia fundamental más alta que los cantos de los machos, y esta diferencia se correlaciona con diferencias en el tamaño de la siringe (Ballintijn & Ten Cate, 1997). También se han encontrado en otras especies de palomas y patos fenómenos similares (Johnsgard 1961, Baptista & Gaunt, 1997). Asimismo, las frecuencias acústicas de los cantos resultaron significativamente mayores en hembras que en machos de la grulla americana (*Grus americana*, Carlson & Trost, 1992), pero en el petrel de las tormentas de leach (*Oceanodroma leucorhoa*) la situación es inversa (Taoka et al., 1989). En otras especies de petreles (*O. monorhis*) la presencia de harmónicos es la característica sexual distintiva (Taoka & Okumura, 1990), mientras que en el *Lagopus lagopus* (Fam. Tetraonidae) la dife-

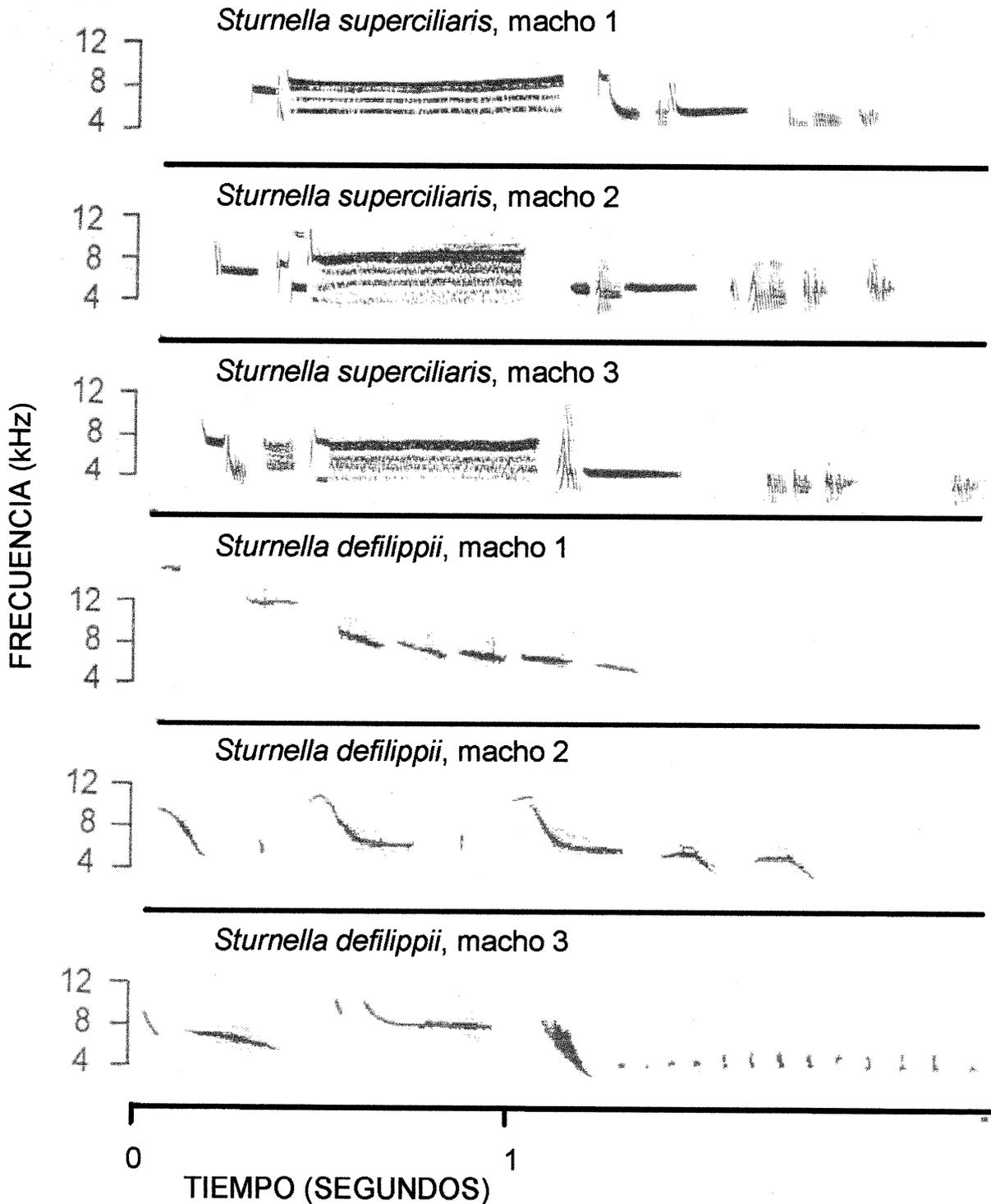


Figura 4.- Cantos en vuelo de machos de pecho colorado chico (*Sturnella superciliaris*) y de la loica pampeana (*S. defilippii*). Ambas especies, a pesar de estar estrechamente relacionadas y ser simpátricas, difieren significativamente en la estructura de sus cantos. Además, los diferentes machos de ambas especies se distinguen por los detalles de la estructura de sus cantos. Estos niveles de variación permiten identificar fácilmente las especies en el campo, e incluso ayudar a estimar el número de machos de un área. La loica pampeana es una especie amenazada de extinción por lo que es altamente recomendable el uso de marcas naturales que faciliten su monitoreo.

rencia está en la tasa y grado de la modulación de amplitud de ciertas llamadas (Martin et al., 1995).

La complejidad estructural de los cantos permite que dentro de la uniformidad general que caracteriza a una especie o población, los sujetos puedan diferenciarse en los matices de su canto, permitiendo así su identificación individual (para una revisión de la capacidad de las aves para reconocer individuos en base al canto y las estructuras acústicas involucradas ver Falls, 1982). Ya

he comentado acerca del uso de las diferencias individuales en los cantos de vuelo de *S. defilippii* para el conteo de animales (Figura 4) y más adelante me referiré a la identificación de los machos de una población de chingolos para el estudio de sus tasas de mortalidad. Pero una vez identificada la vocalización de un individuo también es posible en base al mapeo de sus perchas de canto estimar su territorio. En forma alternativa pueden mapearse territorios a través de la realización de

«playbacks» en diferentes posiciones, evaluando los cambios de respuesta frente a las intrusiones simuladas (Falls, 1981).

Por último, un aspecto menos explorado es la posibilidad de monitorear la posición y desplazamientos de un sujeto a partir de las diferencias entre los tiempos de llegada de una señal acústica recogida por una red de micrófonos (tres como mínimo y no dispuestos en línea). Para realizar esta operación se requiere de los métodos de correlación entre sonogramas disponibles en los programas como Canary y Signal mencionados precedentemente, pero aquí no interesa el valor de correlación sino la diferencia de tiempo entre los sonogramas cuando la correlación es máxima (ver Figura 2).

Estimación de densidades absolutas y relativas

Además de la identificación de especies el canto puede servir para estimar las densidades absolutas o relativas en situaciones donde la visibilidad se halla reducida (Sliwa & Sherry, 1992; Rivera-Milán, 1993). Los métodos de estimación absoluta de las densidades requieren que todos los sujetos próximos al observador sean detectados, y muchos de ellos requieren además que la distancia de los sujetos al observador también sea registrada (Bibby et al., 1992; Greenwood, 1997). Los métodos basados en índices relativos de abundancia sólo requieren que una misma proporción de los individuos en cada población sea registrada. Es frecuente que la detectabilidad de los sujetos varíe según el sexo, época de año, condiciones climáticas, hora del día y tipo de ambiente, complicando el cumplimiento de esta condición (McShea & Rappole, 1997). Por ejemplo, se ha determinado que la tasa de canto de los machos solteros es entre 3.5 y 5.4 veces mayor que la de los machos con

pareja en dos especies de passeriformes de América del Norte (Gibbs & Wenny, 1993), haciéndolos notablemente más detectables a los primeros que a los segundos en especial si los períodos de muestreo por estación son cortos. Además, los errores de detección cometidos por los observadores varían con el tipo de canto (Bart, 1985; Wilson & Bart, 1985) y la cantidad de sujetos vocalizantes (Scott & Ramsey, 1981; Bart & Schoultz, 1984).

Si estos problemas no son tenidos en cuenta, las estimaciones no podrán ser comparadas. Una de las formas obvias de minimizar las variaciones de detectabilidad es extendiendo los períodos de muestreo a fin de aumentar la probabilidad de que aún los individuos poco vocales canten al menos una vez en la muestra. Cuando las probabilidades de detección cambian entre hábitats (porque los sonidos se propagan mejor en una zona que en otra, Wiley & Richards, 1978; Richards & Wiley, 1980; Wiley & Richards, 1982) una posibilidad es basarse sólo en aquellos cantos que ocurren a menos de 50 metros de observador (Schieck, 1997). Otro criterio básico es el de estandarización de las condiciones de registro evitando los días o momentos del día en que las condiciones meteorológicas son extremas. Por último, si se conoce la relación entre la tasa de canto y las condiciones que la afectan se podría trabajar con el residuo de variación (luego de descontar el efecto de la variable en cuestión a través de una correlación) como un índice de abundancia relativa (Greenwood, 1997).

Aún cuando las probabilidades de detección no puedan ser igualadas completamente, el canto todavía puede ser utilizado como un indicador mínimo o máximo de la variación de abundancia si se conoce el signo de la diferencia de detectabilidad (Greenwood, 1997). Una causa habitual para el cambio de la detectabilidad son las diferencias mismas de densidad que se desean estudiar.

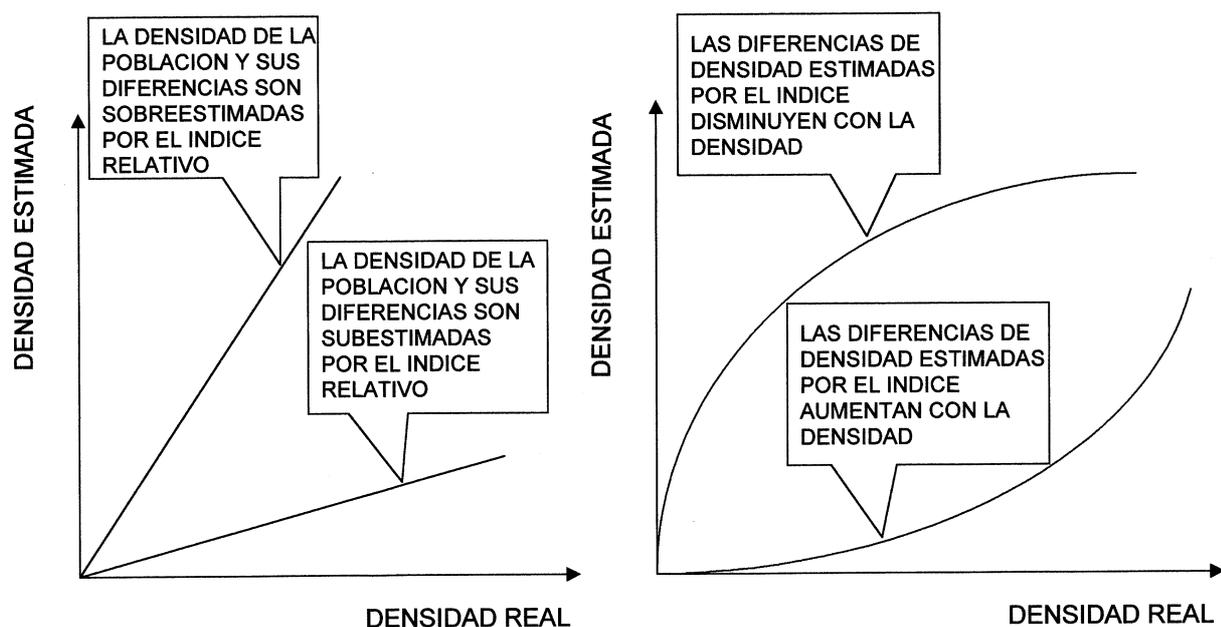


Figura 5. - Los muestreos de canto pueden ser un índice relativo de la densidad de cantantes en un área. Cuando la relación entre el índice y la densidad real es lineal (grafico A), aún cuando se pueda sobre o subestimar la verdadera densidad (dependiendo de la pendiente de la función), las diferencias entre áreas son proporcionales a las diferencias de densidad real entre los sitios. Más complicada es la interpretación cuando el índice no varía linealmente con la densidad real, pues dependiendo de la forma de la curva y las diferencias de densidad real las estimaciones pueden variar mucho.

Es frecuente que a mayores densidades los machos vocalicen más para defender sus territorios o para competir por una pareja sexual (Gochfeld 1978). También la tasa de canto cambia con la disponibilidad de alimento (Alatalo et al. 1990) y éste a su vez puede traer aparejado un aumento de densidad. Si la eficiencia en la detección se incrementa con la densidad (corresponde a la forma de curva cóncava de la Figura 5), entonces la diferencia en los índices de abundancia basados en canto sobrestimaría la verdadera variación en densidad. Por el contrario, si la eficiencia disminuye con la densidad (curva convexa) la variación se convierte en un subestimador del verdadero cambio (DeSante, 1981; Bart & Schoultz, 1984).

Estimación de tasas de mortalidad

Una manera rápida de estimar la tasa de mortalidad en especies de aves es a través de la persistencia de los machos territoriales a través del tiempo (Brown, 1987). Para ello la técnica usual consiste en el marcado de una cohorte de machos y el conteo de cuántos subsisten en el área a través del tiempo. El uso de marcas artificiales tales como anillos de colores, implica la captura y manipulación de los sujetos, todo lo cual puede tener efectos perturbadores sobre la supervivencia y comportamiento de los individuos (Burley, 1981). El uso de marcas natu-

rales tales como las variantes de canto individuales puede ser una solución a estos problemas, siempre y cuando estas variantes sean estables a lo largo de la vida del sujeto (Gilbert et al., 1994). Las variantes individuales de canto pueden ser reconocidas a través de la comparación de sonogramas por parte de evaluadores ciegos, mediante análisis multivariados, o bien por medio de técnicas de correlación de sonogramas comentadas previamente. La existencia de cantos individualmente reconocibles y estables a través del tiempo puede darse incluso en especies con aprendizaje vocal, siempre y cuando éste se restrinja a un período temprano del desarrollo. Por ejemplo, dentro de los chingolos americanos pertenecientes al género *Zonotrichia*, es habitual que los cantos sean aprendidos durante las primeras semanas de vida del pichón y cambian muy poco a lo largo de los años subsiguientes (Tubaro, 1990; Casey & Baker, 1993). En particular, el seguimiento de una cohorte de 17 adultos territoriales grabados en 1984 por un lapso de 4 años consecutivos, permitió estimar que la mortalidad de los chingolos adultos fue del 36.6% (Tubaro, 1990). Esto implica además una vida media (tiempo necesario para que una cohorte de individuos se reduzca a la mitad) de 1.89 años (Figura 6). Dicha estimación surge de suponer un modelo de decaimiento exponencial con una tasa de mortalidad constante (Pielou, 1977; Payne et al., 1981). De esta manera, la pendiente de la recta de regre-

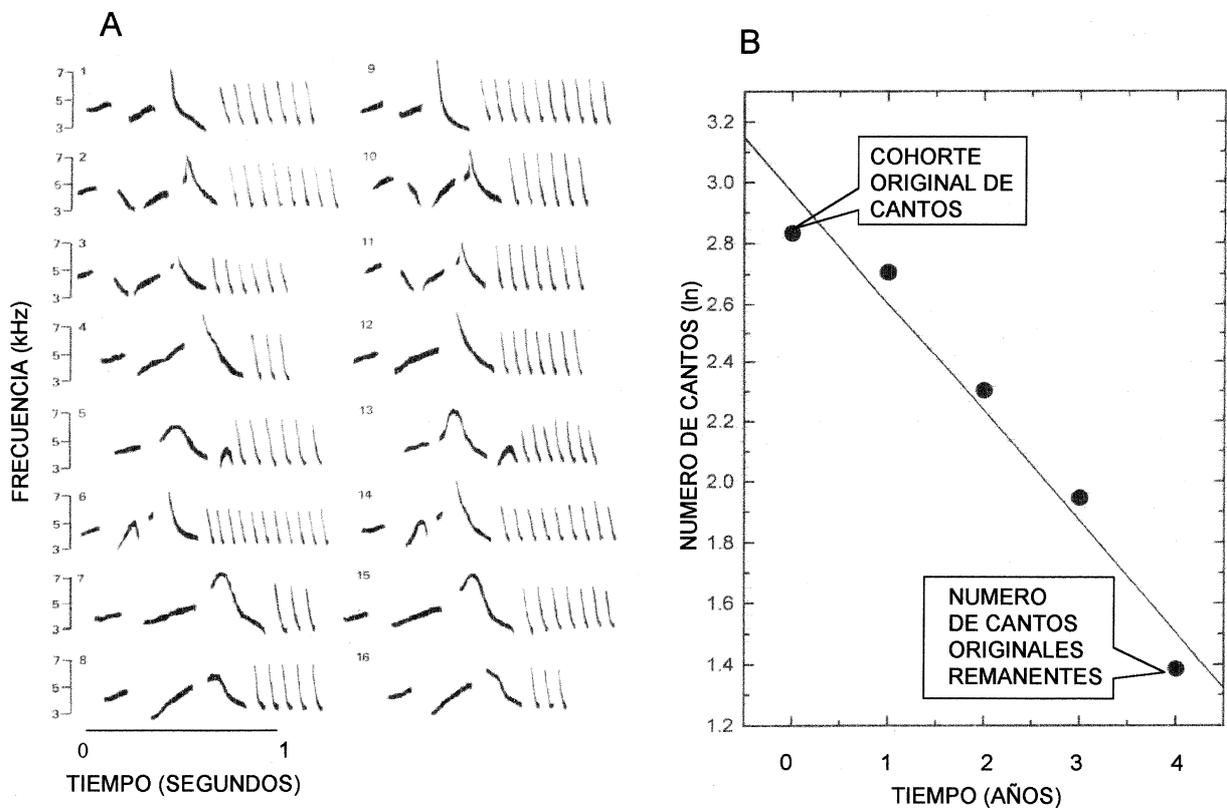


Figura 6. A. Las variaciones individuales en la introducción del canto del chingolo sirven como marcas naturales que evitan la captura y manipulación de individuos y pueden servir para el monitoreo y estimación de tasas de mortalidad. Estas técnicas pueden ser aplicables a especies en peligro de extinción. Los sonogramas de la izquierda (1-8) corresponden a la cohorte de machos que fueron grabados durante el verano de 1984-85, mientras que la columna de la derecha muestra la última ocasión en que esos cantos pudieron volver a registrarse. Los cantos 9-12 corresponden a la temporada 1987-88, los cantos 13 y 14 a la temporada 1987/88 y los cantos 15 y 16 a verano 1986/87. **B.** Estimación de la tasa de mortalidad de machos adultos territoriales de chingolo a partir de la desaparición de una cohorte de 17 machos con cantos diferentes (8 de ellos se presentan en la parte A). El cálculo se basa en la suposición de que las aves no cambian de canto, todos los machos vivos han sido detectados y la mortalidad es constante. En estas condiciones la pendiente de la recta de regresión equivale a la tasa de mortalidad.

sión entre el logaritmo del número de animales sobrevivientes en función del logaritmo del tiempo resulta ser igual a la tasa de mortalidad estimada.

La bioacústica como método de manejo

Atracción y captura con «playbacks»

La atracción con «playbacks» además de servir como herramienta de identificación visual, es muy apropiada para la captura selectiva y marcación de los individuos con un mínimo de pérdida de tiempo.

Una aplicación especial de la técnica de «playback» a la conservación y manejo de poblaciones ha sido su uso como atractor hacia áreas seguras. La existencia de estímulos sociales puede ser una de las principales claves en la selección del sitio de nidificación para las aves coloniales (Lack, 1954; Orians, 1966) dado que la presencia de coespecíficos indicaría que el sitio es apropiado y seguro. De esta manera, el «playback» de vocalizaciones podría contribuir al establecimiento de nuevas colonias de cría de aves pelágicas en sitios seguros libres de predadores (Reed & Dobson, 1993). Los estudios realizados por Podolsky (1990) y Podolsky & Krebs (1989) mostraron que tanto el albatros de Laysan (*Diomedea immutabilis*) como el petrel de las tormentas de Leach (*Oceanodroma leucorhoa*) son atraídos preferencialmente hacia sitios con modelos visuales o sitios de nidificación artificiales que fueron suplementados por «playbacks» de las vocalizaciones especie-específicas. Esta posibilidad de manejo es importante dado que existen al menos 30 especies de aves coloniales pelágicas con problemas de conservación (King 1981). Las señales acústicas también son importantes para la selección de un sitio de nidificación en aves no coloniales. Alatalo et al. (1982) emplearon cajas nidos suplementadas o no con «playbacks» de canto de *Ficedula hypoleuca* (Passeriforme: Muscicapidae), hallando un ocupamiento preferencial de aquellas próximas a los parlantes.

Técnicas de espantamiento

La presencia y actividades de las aves en campos aéreos, cultivos, estanques para la cría de peces y hasta edificios y paseos públicos puede traer aparejada perjuicios económicos, sanitarios y riesgo de accidentes (Kozicky & McCabe, 1970). Diferentes técnicas de espantamiento de aves han sido aplicadas en estas situaciones, incluyendo barreras mecánicas, agentes repelentes químicos, cetrería y métodos acústicos.

Los métodos acústicos se basan en el uso de sonidos naturales (fundamentalmente grabaciones de llamadas de alarma, “distress calls”, o vocalizaciones de predadores), o bien en la utilización de sonidos no naturales de gran intensidad (como explosiones, ruidos metálicos, o ultrasonidos). Una desventaja general de todos ellos es que requieren de un cierto esfuerzo sostenido a lo largo del período de aplicación del método para mantener su efectividad, puesto que se debe tratar de reducir la habituación de los sujetos a los estímulos novedosos o evitar la extinción de las respuestas de evitación asociadas a estos estímulos (Lazarus, 1994).

Por esta misma razón, los métodos de espantamiento son más efectivos durante períodos acotados de tiempo, que pueden ir desde días hasta semanas, dependiendo del caso particular considerado. También tiene importancia en la efectividad del método, el motivo por el cual los animales utilizan el área y/o la disponibilidad de áreas alternativas (Schmidt & Johnson, 1984).

La ventaja fundamental del empleo de sonidos naturales es que constituyen parte del propio repertorio de señales manejado por la especie que se desea espantar y por lo tanto los receptores están bien sintonizados a detectar y reconocer estas señales, aún a bajas intensidades y en un ambiente ruidoso (Aubin & Mathevon, 1995). También, en algunos casos se ha encontrado una mayor resistencia a la habituación del receptor frente a la presentación reiterada de las llamadas de alerta o de dolor, con lo cual el método puede ser efectivo durante más tiempo (Frings et al., 1955; Brough, 1965; Cooke-Smith, 1965; Spanier, 1980; Beklova et al., 1981; Schmidt & Johnson, 1984; Aubin, 1989, 1990). En contrapartida, estas técnicas tienen la dificultad de requerir estudios previos sobre los repertorios de señales de las especies a tratar (a fin de identificar y obtener las grabaciones de las llamadas de alarma y dolor), por lo que su puesta a punto puede ser ciertamente más compleja que en el caso de los dispositivos de señales no naturales. Su costo de aplicación puede ser relativamente elevado pues se requiere de un sistema de grabación/reproducción de alta fidelidad y de gran potencia, para cubrir un área suficientemente grande de terreno (Kuhring, 1965; Sugg, 1965; Bremond et al., 1968). Por lo general estos dispositivos se montan sobre vehículos. Los sistemas más sofisticados están controlados por computadoras y pueden ser programados para activarse ante la aproximación de aves a la zona protegida.

Los sonidos no naturales habitualmente usados como espantadores incluyen explosiones controladas producidas por detonadores de gas o acetileno, bombas de estruendo y disparo de armas de fuego. Todos los dispositivos de ruidos no naturales se basan en los efectos aversivos de los sonidos de gran intensidad (en el orden de 80 a 120 dB), por lo que el número de sistemas a emplear dependerá de la superficie a proteger y las características de propagación del sonido en el área en cuestión (Hawthorne, 1980). En general, los espantadores de sonidos no naturales son contraindicados en lugares en los que existen asentamientos humanos, susceptibles de ser perturbados por las detonaciones.

La efectividad de los sistemas basados en ultrasonido no ha sido científicamente comprobada para el espantamiento de aves (Schmidt & Johnson, 1984). Además, los estudios perceptuales realizados en aves tampoco muestran que sean sensibles en este rango de frecuencias (Dooling, 1980). Existen en la actualidad dispositivos comerciales de detonadores de gas como los distribuidos por Ben Meadows Company o Forestry Suppliers Inc. (USA). Tales dispositivos tienen la posibilidad de cambiar automáticamente de orientación y variar los intervalos de tiempo entre detonaciones con el fin de disminuir la habituación de las aves (Slater, 1980; Inglis, 1994). Los detonadores de gas pueden ser montados sobre un trípode a cierta altura para maximizar el

espacio activo de las señales aversivas. Además, requieren un bajo mantenimiento y sólo una manipulación periódica para cambiar la posición dentro del área a proteger (de nuevo con el objeto de minimizar la habituación). Existen antecedentes de su utilización en el espantamiento de patos en cultivos (Sugden, 1976; Heinrich & Craven, 1990; Baldassarre & Bolen, 1994) y palomas (Fazlul Haque & Broom, 1985).

También se han utilizado con relativo éxito sistemas pirotécnicos, consistentes en bombas de estruendo arrojadas manualmente o a través de dispositivos lanzadores (como pequeñas pistolas, arcos, cohetes, etc.). Ejemplo de ello son los intentos para controlar grullas, gaviotas, cuervos y estorninos en los basurales de Estados Unidos (Southern & Southern, 1985) y campos aéreos del Reino Unido (Cooke-Smith, 1965; Wright, 1965; Milsom, 1994). En general, la utilización de material pirotécnico y/o armas de fuego puede ser contraindicada en un área donde existen materiales potencialmente inflamables, a la vez que requieren un uso de mano de obra más intensivo (encargado de las detonaciones), y también tienen asociado un cierto riesgo de manipulación (Mitchell & Lineham, 1967).

En aquellas especies en las que existe un marcado comportamiento social que tiene asociado señales de contacto específicas, se ha ensayado con aparente éxito el uso de sonidos artificiales que interfieren (enmascaran) estas llamadas. Este efecto de interferencia ha mostrado ser efectivo para espantar bandadas de *Zosterops lateralis* (Passeriforme: Zosteropidae) de campos de cultivo en Australia (Knight & Robinson, 1978).

El consenso actual es que la estrategia más efectiva de espantamiento de aves se basa en la combinación de varios métodos entre los cuales pueden estar incluidas las técnicas acústicas descritas precedentemente (Schmidt & Johnson, 1984; Feare et al., 1986; Feare, 1994). El objetivo de esta integración es el de ampliar el espectro de aves a alejar, y al mismo tiempo reducir los procesos de habituación y extinción de respuestas aversivas que causan una reducción en la efectividad de cada dispositivo con el paso del tiempo.

Conclusiones

En la actualidad, la bioacústica ofrece un abanico de posibilidades tanto para la identificación de especies como para su monitoreo. Además, los métodos acústicos pueden asistir en el manejo de poblaciones naturales ya sea a través del uso de técnicas no letales de espantamiento, captura y marcación, o bien en la atracción hacia áreas seguras. Debido a la diversidad de comportamientos vocales que presentan las aves silvestres, la posibilidad de aplicación de las técnicas bioacústicas no puede ser indiscriminada y requiere (para ser efectiva) de un conocimiento detallado de la biología y comportamiento de especie sobre la cual se desea emplear.

Agradecimientos. Este trabajo fue realizado con el apoyo del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas de la Argentina (CONICET), subsidio PEI 0028; la Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica, subsidio PICT 01-00000-00322, y de la Universidad de Buenos Aires, subsidio UBACyT PS - 021/T.

Bibliografía

- Alatalo, R. V., Glynn, C. & Lundberg, A., 1990. Singing rate and female attraction in Pied flycatcher: An experiment. *Anim. Behav.*, 39:601-603.
- Alatalo, R. V., Lundberg, A. & Björklund, M., 1982. Can the song of male birds attract other males: An experiment with the Pied flycatcher *Ficedula hypoleuca*. *Bird Behav.*, 4:42-45.
- Archie, J. W., 1985. Methods for coding variable morphological features for numerical taxonomic analysis. *Syst. Zool.*, 34:326-345.
- Atz, J. W., 1970. The application of the idea of homology to behavior. In: *Development and evolution of behavior: Essays in honor of T. C. Schneirla*: 53-74 (L. R. Aronson, E. Tobach, D. S. Lehrman & J. S. Roseblatt, Eds.). San Francisco: W. H. Freeman.
- Aubin, T., 1989. The role of frequency modulation in the process of distress calls recognition by the starling (*Sturnus vulgaris*). *Behaviour*, 108:57-72.
- Aubin, T., 1990. Syntetic bird calls and their application to scaring methods. *Ibis*, 132:290-299.
- Aubin, T. & Mathevon, N., 1995. Adaptation to severe conditions of propagation: long distance distress calls; and courtship calls of a colonial seabird. *Bioacoustics*, 6:153-161.
- Baker, M. C., Spittler-Nabors, K. J. & Bradley, D. C., 1981. Early experience determines song dialect responsiveness of female sparrows. *Science*, 214:819-821.
- Baker, M. C., Tomback, D. F., Thompson, D. B., Theimer, T. C. & Bradley, D. C., 1984. Behavioral consequences of song learning: Discrimination of song types by male White-crowned Sparrows. *Learn. Motiv.*, 15:428-440.
- Baldassarre, G. A. & Bolen, E. G., 1994. *Waterfowl ecology and management*. New York: J. Wiley & Sons.
- Ballintijn, M. R. & Ten Cate, C., 1997. Sex differences in the vocalizations and syrinx of the Collared Dove (*Streptopelia decaocto*). *Auk*, 114:22-39.
- 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*, 105:1-53.
- Baptista, L. F., 1996. Nature and its nurturing in avian vocal development. In: *Ecology and evolution of acoustic communication in birds*: 39-60 (D. E. Kroodsma y E. H. Miller, Eds.) Ithaca, New York: Cornell University Press.
- Baptista, L. F. & Gaunt, S. L. L., 1997. Bioacoustics as a tool in conservation studies. In: *Behavioral Approaches to Conservation in the Wild*: 212-242 (J. R. Clevmons and R. Buchholz, Eds.). Cambridge: Cambridge University Press.
- Bart, J., 1985. Causes of recording errors in singing bird surveys. *Wilson Bull.*, 97:161-172.
- Bart, J. & Schoultz, J. D., 1984. Reliability of singing bird surveys: changes in observer efficiency with avian density. *Auk*, 101:307-318.
- Becker, P. H., 1982. The coding of species specific characteristics in bird sounds. In: *Acoustic communication in birds*: 213-252 (D. E. Kroodsma & E. H. Miller, Eds.). Vol. 1. New York: Academic Press.
- Beklova, M., Jakobi, V. E. & Pikula, J., 1981. Ecological and technical aspects of bioacoustic flushing. *Folia Zool.*, 30:353-361.

- Bibby, C. J., Burgess, N. D. & Hill, D. A., 1992. *Bird census techniques*. London: Academic Press.
- Bremond, J. C., Gramet, P., Brough, T. & Wright, E. N., 1968. A comparison of some broadcasting equipment and recorded distress calls for scaring birds. *J. Appl. Ecol.*, 5:521-529.
- Brooks, D. R., Mayden, R. L. & McLennan, D. A., 1992. Phylogeny and biodiversity: Conserving our evolutionary legacy. *Trends Ecol. Evol.*, 7:55-59.
- Brough, T., 1965. Field trials with the acoustical scaring apparatus in Britain. In: *Colloque sur le probleme des oiseaux sur les aerodromes: 279-286* (R. G. Busnel & J. Giban, eds.). Paris: Institut National de la Recherche Agronomique Press.
- Brown, J. L., 1987. *Helping and communal breeding in birds*. Princeton, New Jersey: Princeton University Press.
- Burley, N., 1981. Sex ratio manipulation and selection for attractiveness. *Science*, 211:721-722.
- Carlson, G. & Trost, C. H., 1992. Sex determination of the Whooping crane by analysis of vocalizations. *Condor*, 94:532-536.
- Casey, R. M. & Baker, M. C., 1993. Social tutoring of male White-crowned Sparrows. *Condor*, 95:718-723.
- Catchpole, C. K., 1983. Variation in the song of the Great reed Warbler *Acrocephalus arundinaceus* in relation to mate attraction and territorial defence. *Anim. Behav.*, 31:1217-1225.
- Collar, N. J., Crosby, M. J. & Stattersfield, A. J., 1994. *Birds to watch 2: the world list of threatened birds*. Cambridge: BirdLife International.
- Cooke-Smith, A. W., 1965. Method of clearing birds from United Kingdom civil aerodromes. In: *Colloque sur le probleme des oiseaux sur les aerodromes: 131-137* (R. G. Busnel & J. Giban, eds.). Paris: Institut National de la Recherche Agronomique Press.
- DeQueiroz, A. & Wimberger, P. H., 1993. The usefulness of behavior for phylogeny estimation: levels of homoplasy in behavioral and morphological characters. *Evolution*, 47:46-60.
- DeSante, D. F., 1981. A field test of the variable circular-plot censusing technique in a California coastal scrub breeding bird community. In: *Estimating the numbers of terrestrial birds: 177-185* (C. J. Ralph & J. M. Scott, Eds.). Stud. Avian Biol., 6. Kansas: Allen Press.
- DeWolfe, B. B. & Baptista, L. F., 1995. Singing behavior, song types on their wintering ground and the question of leap-frog migration in Puget Sound White-crowned Sparrows (*Zonotrichia leucophrys pugetensis*). *Condor*, 97:376-389.
- Dooling, R. J., 1980. Behavior and psychophysics of hearing in birds. In: *Comparative studies of hearing in vertebrates: 261-288* (A. N. Popper & R. R. Fay, Eds.). New York: Springer-Verlag.
- Falls, J. B., 1981. Mapping territories with playback: An accurate census method for songbirds. In: *Estimating numbers of terrestrial birds: 86-91*. (C. J. Ralph & J. M. Scott, Eds.) Stud. in Avian Biol., 6. Kansas: Allen Press.
- Falls, J. B., 1982. Individual recognition by sound in birds. In: *Acoustic communication in birds: 237-278* (D. E. Kroodsma & E. H. Miller, Eds.) Vol. 2. New York: Academic Press.
- Falls, J. B. & Szijj, L. J., 1959. Reactions of Eastern and Western meadowlarks to each others' vocalizations. *Anat. Rec.*, 134:560.
- Fazlul Haque, A. K. M. & Broom, D. M., 1985. Experiments comparing the use of kites and gas bangers to protect crops from woodpigeon damage. *Agric. Ecosyst. Environ.*, 12:219-228.
- Feare, C., 1994. Scaring in the rural environment. In: *Bird Scaring*. A symposium held at Central Science Laboratory, Slough. U.K. British Ornithologists' Union.
- Feare, C. J., Greig-smith, P. W. & Inglis, L. R., 1986. Current status and potential of non-lethal means of reducing bird damage in agriculture. Acta XIX Congressus Internationalis Ornithologici. Vol. 1. Ottawa, Canada. pp. 493-506. National Museum of Natural Sciences and Univ. of Ottawa Press.
- Frings, H., Frings M., Cox, B. & Peissner, L., 1955. Recorded calls of Herring Gulls (*Larus argentatus*) as repellents and attractants. *Science*, 121:340-341.
- Gibbs, J. P. & Wenny, D. G., 1993. Song output as a population estimator: effect of male pairing status. *J. Field Ornithol.*, 64:316-322.
- Gilbert, G., McGregor, P. K. & Tyler, G., 1994. Vocal individuality as a census tool: Practical considerations illustrated by a study of two rare species. *J. Field Ornithol.*, 65:335-348.
- Gochfeld, M., 1978. Social facilitation of singing: Group size and flight song rates in the Pampas meadowlark *Sturnella defilippii*. *Ibis*, 120:338-339.
- Gorski, L. J., 1969. Traill's flycatcher of the 'fitz-bew' song form wintering in Panama. *Auk*, 86:745-747.
- Gorski, L. J., 1971. Traill's flycatcher of the 'fee-bee-o' song forms wintering in Peru. *Auk*, 88:429-431.
- Greenwood, J. J. D., 1997. Basic techniques. In: *Ecological census techniques: 11-110* (W. J. Sutherland, Ed.). Cambridge: Cambridge University Press.
- Handford, P., 1988. Trill rate dialects in the Rufous-collared Sparrow, *Zonotrichia capensis*, in northwestern Argentina. *Can. J. Zool.*, 66:2658-2670.
- Hawthorne, D. W., 1980. Daños provocados por animales silvestres y técnicas de control. In: *Manual de técnicas de gestión de vida silvestre: 431-462* (H. S. Mosby, R. H. Giles Jr., & S. D. Schemnitz, Eds.). WWF.
- Heinrich, J. W. & Craven, S. R., 1990. Evaluation of three damage abatement techniques for Canada Geese. *Wildl. Soc. Bull.*, 18:405-410.
- Helbig, A. J., J. Martens, I. Seibold, F. Henning, B. Schottler & Wink, M., 1996. Phylogeny and species limits in the Palearctic chiffchaff *Phylloscopus collybita* complex: mitochondrial genetic differentiation and bioacoustic evidence. *Ibis*, 138:650-666.
- Inglis, I., 1994. Scaring by the use of natural stimuli. In: *Bird Scaring*. A symposium held at Central Science Laboratory, Slough. U.K. British Ornithologists' Union.
- Isler, M. L., P. R. Isler & Whitney, B. M., 1997. Biogeography and systematics of the *Thamnophilus punctatus* (Thamnophilidae) complex. *Ornithol. Monogr.*, 48:355-381.
- Isler, M. L., P. R. Isler & Whitney, B. M., 1998. Use of vocalizations to establish species limits in antbirds (Passeriformes: Thamnophilidae). *Auk*, 115:577-590.
- Johnsgard, P. A., 1961. The tracheal anatomy of the Anatidae and its taxonomic significance. *Wildlife Trust*, 12:58-69.
- Johnson, N. K. & Marten, J. A., 1988. Evolutionary genetics of flycatchers. II. Differentiation in the *Empidonax difficilis* complex. *Auk*, 105:177-191.

- Kettle, R., 1989. Major Wildlife Sound Libraries. *Bioacoustics*, 2:171-176.
- King, W. B., 1981. *Endangered birds of the world*. The ICBP red data book. Washington: Smithsonian Press.
- Knight, T. A. & Robinson, F. N., 1978. A preliminary report on an acoustic method for protection of crops from damage by Silvereyes (*Zosterops lateralis*) in South-Western Australia. CSIRO Division of Wildlife Research, Technical Memorandum No 14.
- Kozicky, E. L. & McCabe, R. A., 1970. *Principles of plant and animal pest control*. Vertebrate pests: problems and control. Washington: National Academy of Sciences.
- Krebs, J., 1977. Song and territory in the Great tit *Parus major*. In: *Evolutionary ecology*: 47-62 (B. Stonehouse & C. Perrins, eds.). London: Macmillan.
- Kroodsma, D. E., 1982. Learning and the ontogeny of sound signals in birds. In: *Acoustic communication in birds*: 1-23 (D. E. Kroodsma & E. H. Miller, Eds.) Vol. 2. New York: Academic Press.
- Kroodsma, D. E., 1984. Song of the Alder flycatcher (*Empidonax alnorum*) and Willow flycatcher (*Empidonax traillii*) are innate. *Auk*, 101:13-24.
- Kroodsma, D. E., 1985. Development and use of two song forms by the Eastern Phoebe. *Wilson Bull.*, 97:21-29.
- Kroodsma, D. E., 1989. Male Eastern Phoebes (*Sayornis phoebe*; Tyrannidae, Passeriformes) fail to imitate songs. *J. Comp. Psychol.*, 103:227-232.
- Kroodsma, D. E. & Konishi, M., 1991. A subsong bird (Eastern Phoebe, *Sayornis phoebe*) develops normal song without auditory feedback. *Anim. Behav.*, 42:477-487.
- Kuhring, M. S., 1965. Equipment used in Canada for dispersing birds. In: *Colloque sur le probleme des oiseaux sur les aerodromes*: 391-394 (R. G. Busnel & J. Giban, eds.). Paris: Institut National de la Recherche Agronomique Press.
- Lack, D., 1954. *The natural regulation of animal numbers*. Oxford: Clarendon Press.
- Lade, B. I. & Thorpe, W. H., 1964. Dove songs as innately coded patterns of specific behaviour. *Nature*, 202:366-368.
- Lanyon, W. E., 1963. Experiments on species discrimination in *Myiarchus* flycatchers. *Am. Mus. Novitat.*, 2126.
- Lanyon, W. E., 1967. Revision and probable evolution of the *Myiarchus* flycatchers of the West Indies. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, 136:331-370.
- Lanyon, W. E., 1969. Vocal characters and avian systematics. In: *Bird vocalizations*: 291-310 (R. A. Hinde, ed.). Cambridge: Cambridge University Press.
- Lanyon, W. E., 1978. Revision of the *Myiarchus* flycatchers of South America. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, 161:427-628.
- Lazarus, J., 1994. Principles of bird scaring. In: *Bird Scaring*. A symposium held at Central Science Laboratory, Slough. U.K. British Ornithologists' Union.
- Lougheed, S. & Handford, P., 1992. Vocal dialects and the structure of geographic variation in morphological and allozymic characters in the Rufous-collared Sparrow, *Zonotrichia capensis*. *Evolution*, 46:1443-1456.
- Lougheed, S., Handford, P. & Baker, A. J., 1993. Mitochondrial DNA hyperdiversity and vocal dialects in a subspecies transition of the Rufous-collared Sparrow. *Condor*, 95:889-895.
- Lynch, A. & Baker, A. J., 1986. Congruence of morphometric and cultural evolution in Atlantic island Chaffinch populations. *Can J. Zool.*, 64:1576-1580.
- Martens, J. 1982. Ringförmige arealüberschneidung und artbildung beim zilpzalp, *Phylloscopus collyita*. Das lorenzii-problem. *Z. Zool. Syst. Evolutionsforsch*, 20:82-100.
- Martin, K., Horn A. G. & Hannon, S. J., 1995. The calls and associated behavior of breeding Willow ptarmigan in Canada. *Wilson Bull.*, 107:496-509.
- McCracken, K. G. & Sheldon, F. H., 1997. Avian vocalizations and phylogenetic signal. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 94:3833-3836.
- McShea, W. J. & Rappole, J. H., 1997. Variable song rates in three species of passerines and implications for estimating bird populations. *J. Field Ornithol.*, 68:367-375.
- Miller, A. H., 1963. Seasonal activity and ecology of the avifauna of an american equatorial cloud forest. *Univ. California Pub. Zool.*, 66:1-78.
- Milsom, T., 1994. Bird scaring on aerodromes, waste disposal sites and reservoirs. In: *Bird Scaring*. A symposium held at Central Science Laboratory, Slough. U.K. British Ornithologists' Union.
- Mitchell, R. T. & Linehan, J. T., 1967. *Protecting corn from blackbirds*. U.S. Fish Wild. Serv. Wildl. Leaflet. 476. 8p.
- Moritz, C., 1994. Defining 'evolutionary significant units' for conservation. *Trends Ecol. Evol.*, 9:373-375.
- Mundinger, P., 1975. Song dialects and colonization in the House finch *Carpodacus mexicanus* on the east coast. *Condor*, 77:407-422.
- 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. & Nottebohm, M., 1971. Vocalizations and breeding behaviour of surgically deafened Ring doves (*Streptopelia risoria*). *Anim. Behav.*, 19:313-327.
- Orians, G. H., 1966. Social stimulation within blackbird colonies. *Condor*, 63:330-337.
- Page, R. D. M., 1995. Component. Version 2.0 User's guide. The Natural History Museum, U.K.
- Parker, T. A. III., 1991. On the use of tape recorders in avifaunal surveys. *Auk*, 108:443-444.
- Payne, R. B., 1986. Bird songs and avian systematics. In: *Current Ornithology*: 87-126 (R. J. Johnston, Ed.). Vol. 3. New York: Plenum Publishing Corporation.
- Payne, R. B., Thompson, W. L., Fiala, K. L. & Sweany, L. L., 1981. Local song traditions in Indigo buntings: Cultural transmission of behavior patterns across generations. *Behaviour*, 77:199-221.
- Peek, F. W., 1972. An experimental study of the territorial function of vocal and visual display in the male Red-winged blackbird. *Anim. Behav.*, 20:112-118.
- Pielou, E. C., 1977. *Mathematical ecology*. New York: John Wiley & Sons.
- Podolsky, R. H., 1990. Effectiveness of social stimuli in attracting Laysan albatross to new potential nesting sites. *Auk*, 107:119-125.
- Podolsky, R. H. & Krebs, S. W., 1989. Factors affecting colony formation in Leach's Storm-Petrel. *Auk*, 106:332-336.
- Reed, J. M. & Dobson, A. P., 1993. Behavioural constraints and conservation biology: Conspecific attraction and recruitment. *Trends Ecol. Evol.*, 8:253-256.
- Richards, D. G. & Wiley, R. H., 1980. Reverberations and amplitude fluctuations in the propagation of sound in a forest: implications for animal communication. *Am. Nat.*,

- 115:381-393.
- Rivera-Milán, F. F., 1993. Standardization of roadside counts of Columbids in Puerto Rico and on Vieques Island. U.S. Department of the Interior. National Biological Survey. Resource Publication 197, Washington, D. C.
- Scott, J. M. & Ramsey, F. L., 1981. Effects of abundant species on the ability of observers to make accurate counts of birds. *Auk*, 98:610-613.
- Schieck, J., 1997. Biased detection of bird vocalizations affects comparisons of bird abundance among forested habitats. *Condor*, 99:179-190.
- Schmidt, R. H. & Johnson, R. J., 1984. Bird dispersal recordings: An overview. In: *Proceeding of the Fourth Symposium on Vertebrate Pest Control*: 43-65. American Society for Testing and Materials, Special Technical Publication No. 817.
- Slater, P. J., 1980. Bird behaviour and scaring by sound. In: *Bird problems in agriculture*: 105-114 (E. N. Wright, I. R. Inglis & C. J. Feare, Eds.). Croyndon, U.K.: British Crop Protection Council.
- Sliwa, A. & Sherry, T. W., 1992. Surveying wintering warbler populations in Jamaica: point counts with and without broadcast vocalizations. *Condor*, 94:924-936.
- Southern, W. E. & Southern, L. K., 1985. Successful control of gulls and other birds at a sanitary landfill. Proceedings, conference and training workshop on wildlife hazards to aircraft. Part 2:231-240
- Spanier, E., 1980. The use of distress calls to repel night herons (*Nycticorax nycticorax*) from fish ponds. *J. Appl. Ecol.*, 17:287-294.
- Stein, R. C., 1963. Isolating mechanisms between populations of Traill's flycatchers. *Proc. Am. Philos. Soc.*, 107:21-50.
- Sugden, L. G., 1976. Waterfowl damage to canadian grain. *Can. Wild. Serv. Occas. Pap.*, 24. 25 p.
- Sugg, R. W., 1965. The development of acoustical birds scaring equipment used in Britain. In: *Colloque sur le probleme des oiseaux sur les aerodromes*: 293-299 (R. G. Busnel & J. Giban, Eds.). Paris: Institut National de la Recherche Agronomique Press.
- Taoka, M. & Okumura, H., 1990. Sexual differences in flight calls and the cue for vocal sex recognition of Swinhoe's storm-petrels. *Condor*, 92:571-575.
- Taoka, M., Kamada, T. & Okumura, H., 1989. Sexual dimorphism of chatter-calls and vocal sex recognition in Leach's Storm-petrels (*Oceanodroma leucorhoa*). *Auk*, 106:498-501.
- Tubaro, P. L., 1990. Aspectos causales y funcionales de los patrones de variación del canto del chingolo (*Zonotrichia capensis*). Tesis doctoral. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires.
- Tubaro, P. L. & Gabelli, F. M., 1999 (in press). The decline of the Pampas Meadowlark (*Sturnella defilippii*): Difficulties of applying the IUCN criteria to the Neotropical Grassland Birds. In: *Ecology and Conservation of Grassland Birds of the Western Hemisphere*: 250-257 (P. D. Vickery & J. R. Herkert, Eds.), Stud. Avian. Biol., 19. Kansas: Allen Press.
- Tubaro, P. L., Handford, P. & Segura, E. T., 1997. Song learning in the Rufous-collared Sparrow (*Zonotrichia capensis*). *Hornero*, 14:204-210.
- White, G., 1789. *The natural history and antiquities of Selbourne*. London: Benjamin White and Son.
- Wiley, R. H. & Richards, D. G., 1978. Physical constraints on acoustic communication in the atmosphere. Implications for the evolution of animal vocalizations. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 3:69-94.
- Wiley, R. H. & Richards, D. G., 1982. Adaptations for acoustic communication in birds: sound transmission and signal detection. In: *Acoustic communication in birds*: 131-181 (D. E. Kroodsma and E. H. Miller, Eds.). Vol. 1. New York: Academic Press.
- Wilson, D. M. & Bart, J., 1985. Reliability of singing bird surveys: Effects of song phenology during the breeding season. *Condor*, 87:69-73.
- Wright, E. N., 1965. A review of bird scaring methods used on british airfields. In: *Colloque sur le probleme des oiseaux sur les aerodromes*: 113-119 (R. G. Busnel & J. Giban, eds.). Paris: Institut National de la Recherche Agronomique Press.

Apéndice 1: Principales colecciones bioacústicas (Basado en Kettle, 1989)

- Library of Natural Sounds, Cornell Laboratory of Ornithology, 159 Sapsucker Woods Road, Ithaca, New York 14850, USA.
- Borror Laboratory of Bioacoustics, Department of Zoology, 1735 Neil Avenue, Columbus, Ohio 43210, USA.
- Bioacoustics Archives and Library, Florida Museum of Natural History, University of Florida, Florida 32611, USA.
- Library of Wildlife Sounds, Museum of Vertebrate Zoology, University of California, Berkeley, California 94720, USA.
- Texas Bird Sound Library, Division of Life Sciences, Sam Houston State University, Huntsville, Texas 77341, USA.
- Arquivo Sonoro Neotropical, Departamento de Zoología, UNICAMP, CP 6109, 13081 Campinas, San Pablo, Brasil.
- Laboratorio de Sonidos Naturales, Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia", Avenida Angel Gallardo 470, 1905 Buenos Aires, Argentina.
- National Sound Archive Wildlife Section, 29 Exhibition Road, London SW7 2AS, Reino Unido.
- Fonoteca Zoológica, Museo de Zoología, Apartat de Correus 593, 08003 Barcelona, España.
- Wildlife Sound Library, Institute of Biophysics, Academy of Sciences. 142292 Puschino on Oka, Moscow Region.
- Phonotek of Animal Voices, Department of Vertebrate Zoology, Biological Science Faculty, Lomonosov State University, 119899 Moscow.
- Tierstimmenarchiv, Department of Animal Behaviour, Faculty of Biology, Humboldt-Universität, Invalidenstrasse 43, Berlin, Alemania.
- Fitzpatrick Bird Communication Library, Bird Department, Transvaal Museum, P O Box 413, Pretoria 0001, Sudáfrica.
- CSIRO collection of wildlife sounds, Division of Wildlife and Rangelands Research, P O Box 84, Lyneham, A.C.T. 2602, Australia.
- Australian National Collection of bird sound recordings, National Film and Sound Archive, P O Box 1787, Canberra City, ACT 2601, Australia
- New Zealand Wildlife Service Sound Library, Department of Conservation, Private Bag, Wellington, Nueva Zelandia.