

Cambios en el comportamiento territorial y vocalizaciones de la avifauna a lo largo de un
gradiente urbano y de ruido antropogénico

Estudiante: Raúl Antonio Bartolo Gutiérrez (Carne C19515)

Comité: Luis Sandoval Vargas. PhD. (Tutor)

Gilbert Barrantes (Lector)

Eduardo Chacón (Lector)

La urbanización es considerada como el segundo problema más serio para la fauna silvestre después del cambio climático (Sala et al. 2000; Isaksson 2018). Esto se debe a que un aumento acelerado y desordenado de las áreas urbanas, en parte impulsado por la migración de las personas del campo a la ciudad, genera cambios directos en el paisaje y en la estructura de las comunidades (Wilcox & Murphy 1985; Turner et al. 2004). Como consecuencia de este desarrollo antropogénico, se produce un gradiente urbano definido como la variación espacial de los factores ambientales, tales como cobertura natural, número de especies nativas, tamaño y conectividad de parches, en relación con la intensidad de urbanización (cantidad de edificios, automóviles y personas, y niveles de ruido antropogénico y luz artificial, o contaminantes sólidos), desde paisajes naturales hacia áreas densamente urbanizadas (Lee 2007; McDonnell & Hahs 2008; Sol et al. 2014). En este gradiente se da una disminución del proceso de urbanización (zonas con alta densidad de edificios, casas, y calles) desde el núcleo de la ciudad hacia la periferia ocupada por zonas rurales (zonas con una matriz agrícola muy desarrollada y baja densidad de casas y edificios) o naturales (zonas donde diferentes tipos de hábitats no creados por el ser humano como estadios tempranos de sucesión, bosques secundarios y maduros, pastizales naturales, o humedales son los dominantes) (Torres-Gómez 2009). Además, dentro del gradiente de ruido antropogénico se genera una variación de los niveles de ruido que puede o no coincidir con el gradiente urbano (Brown 1991; Patricelli & Blickley 2006; Luther & Baptista 2010). Lo anterior propicia la creación de parches heterogéneos de hábitats naturales, y antropogénicos, los cuales son utilizados por diversas

especies de aves, algunas de las cuales se benefician por el incremento de las áreas urbanas y el ruido antropogénico (Slabbekoorn et al. 2006; Murgui & Hedblom 2017; Juárez et al. 2020).

El ensamble de especies varía entre sitios urbanos y a lo largo del gradiente inclusive si son cercanos (Blair 1996; Grimm et al 2008; Marzluff & Ewing 2001; McKinney 2002; Rotenberry 2002; Møller 2009; Isaksson 2018), debido al nivel de tolerancia y a la interacción de las especies que arriban y sobreviven dentro de estos hábitats (Yahner 1998; Donnelly and Marzluff 2004; Sánchez et al. 2004; Møller 2009; Biamonte et al. 2011). Por ejemplo, la presencia de depredadores urbanos como gatos, perros, o roedores puede ejercer una alta presión sobre las poblaciones de aves urbanas, afectando la densidad y presencia de estas (Chace & Walsh 2006; Isaksson 2018). También varía según la abundancia de recursos (alimento o perchas para reproducirse) naturales y antropogénicos ya que puede afectar de manera negativa el desarrollo y sobrevivencia de muchas especies (Charmantier et al. 2017; Murgui & Hedblom 2017). Finalmente, la abundancia de contaminantes como el ruido o luz artificial puede hacer que las especies migren de las zonas urbanas a otras con menor efecto de estos contaminantes para reducir el impacto negativo en la comunicación o en los ritmos circadianos (Murgui & Hedblom 2017).

Las características y el tamaño del territorio también influyen en la abundancia y densidad de especies en los ambientes urbanos, y afectan la estructura de las comunidades, (Lowry et al. 2013; Sol et al. 2014; Juárez et al. 2020). Esto porque limita o aumenta el espacio disponible para otras especies territoriales en los parches remanentes de hábitat natural o en los nuevos hábitats creados por la urbanización (Muñoz et al 2021). Por ejemplo, el tordo (*Turdus merula*) tienen territorios más grandes en zonas con un alto nivel de urbanización porque pueden utilizar perchas más altas que hacen que su canto llegue a mayor distancia (Luniak et al. 1990; Ripmeester et al. 2010), mientras que el comemáiz (*Zonotrichia capensis*) tiene territorios más pequeños en zonas con un alto nivel de urbanización porque es aquí

donde puede encontrar una mayor cantidad de alimento (Leveau & Leveau 2005; MacGregor-Fors & Escobar-Ibáñez 2017).

Variación y características de los territorios en áreas urbanas

El territorio se define como un área defendida por uno o varios individuos contra otros individuos de su propia especie, o en algunas ocasiones, contra individuos de otras especies (Tinbergen 1936; Brown 1969; Salomonson & Balda 1977; Juárez et al. 2020). El territorio puede ser defendido por machos, hembras, ambos miembros de la pareja, o grupo de individuos de la misma especie, usando diferentes comportamientos agonísticos como vocalizaciones, exhibición de plumaje, y ataques directos (Tinbergen 1936; Morse 1941; Brown 1963; Duca & Marini 2014). La defensa del territorio puede ocurrir durante la temporada reproductiva, o bien, durante todo el año, con la finalidad de atraer pareja, alimentarse o anidar (Brown 1963; Woltmann & Sherry 2011; Juárez et al. 2020). Por ejemplo, los machos del cardenal rojo (*Cardinalis cardinalis*) defiende su territorio durante la temporada reproductiva para asegurar el acceso a las hembras, pero no fuera de ella (Halkin and Linville 1999). En contraste, en el hormiguero dorsicastaño (*Myrmeciza exsul*), el macho y la hembra defienden el territorio todo el año para asegurar el acceso al alimento y a la pareja (Halkin and Linville 1999). En otras especies como el azulejo gorjicanelo (*Sialia mexicana*), grupos de hasta 12 individuos defienden territorios fuera de la temporada reproductiva para proteger los sitios de alimentación (Kraaijeveld & Dickinson 2001).

El tamaño del territorio está relacionado con los beneficios obtenidos de su defensa (Brown 1969; Salomonson & Balda 1977), y la capacidad que tenga el o los individuos en defenderlo (Tinbergen 1936). Por lo tanto, factores que interfieran en la capacidad de defensa del territorio, como el ruido y la estructura vegetal, influirán en el tamaño de los territorios (Slabbekoorn & Boer-visser 2006; Slabbekoorn 2013). Especies que utilicen vocalizaciones

(p.ej. cantos o duetos) para defender su territorio podrían verse afectadas en la efectividad de la defensa si existieran altos niveles de ruido ambiental, porque el ruido enmascara, degrada, y cambia los patrones de sincronización de las vocalizaciones (Wiley, 1991; Murgui & Hedblom 2017). Por esta razón, la información transmitida en estas señales llega a distancias más cortas en sitios con alto nivel de ruido ambiental en comparación con ambientes con bajos niveles de ruido ambiental (Richards & Wiley, 1980; Wiley, 1991; Patricelli & Blickley, 2006; Wood & Yezerinac, 2006). Debido a esto, se espera que los individuos de una misma especie que viven en sitios con diferente nivel de ruido tengan territorios con diferentes tamaños (Ripmeester et al. 2010; Juárez et al 2020). Por lo tanto, comprender cómo la variación en el nivel de ruido antropogénico interfiere con las vocalizaciones utilizadas para la defensa territorial en especies que viven en un gradiente urbano, permitiría conocer la respuesta adaptativa de estas especies y su relación con los tamaños de sus territorios (Juárez et al. 2020).

Efecto de la urbanización en la respuesta a llamadas de alarma

La llamada de alarma es una vocalización que tiene como finalidad indicar la presencia de un depredador (Curio 1978), por lo tanto, atraen la presencia de especies conespecíficas y heteroespecíficas al sitio donde se está originando la llamada (Manser 2001; Templeton & Greene 2007; Fallow et al. 2011; Wilson & Mennill 2011; Sandoval & Wilson 2012). Sin embargo, en las áreas urbanas los diferentes niveles de ruido y la composición de la comunidad pueden afectar la intensidad de respuesta a este tipo de llamadas (Marler et al. 1986; Clergeau et al. 2006; Méndez & Sandoval 2017). Por ejemplo, la variación en el nivel de ruido antropogénico a lo largo del gradiente urbano podría afectar las respuestas de las llamadas de alarma emitidas en presencia de un depredador, porque las llamadas llegan a un menor número de receptores en sitios con más ruido (Curio 1978; Wood & Yezerinac 2006, Lowry et al. 2013, Slabbekoorn 2013), o bien, se degradan más rápido modificando la

información de las llamadas (Perla & Slobodchikoff 2002; Derryberry 2009). Por lo tanto, es de esperar que la transmisión incompleta o incorrecta de las llamadas de alarma influya en la respuesta de los individuos, ya que estos no perciben la señal o no son capaces de comprenderla (Suzuki 2016).

La composición de la comunidad de especies que percibe la llamada es otro de los factores que también afecta la respuesta a las llamadas de alarma (Slabbekoorn 2013; Méndez et al. 2021). Esto porque dentro de los hábitats urbanos la riqueza de especies es menor comparada a la riqueza de las zonas menos urbanizadas, ya que muchas especies desaparecieron por el aislamiento causado por la urbanización y el cambio de hábitat (Curio 1978; Wood & Yezerinac 2006, Lowry et al. 2013, Slabbekoorn 2013). Por lo tanto, es de esperar que las señales de alarma vayan a ser respondidas por un menor número de especies, pero posiblemente por un mayor número de individuos de esas especies, ya que las especies más comunes en ambientes urbanos tienen una mayor abundancia de individuos (McGowan 2001; Lowry et al. 2013). Las diferencias de respuestas entre sitios urbanos, también pueden ser el resultado de que sitios cercanos tengan composiciones de especies diferentes (Perla & Slobodchikoff 2002; Derryberry 2009; Méndez et al. 2021), porque cada ensamble se formó por procesos ecológicos o antropogénicos diferentes y en periodos diferentes (Méndez et al. 2021). Por lo tanto, factores como el gradiente urbano, efecto de homogenización de especies, y los niveles de ruido antropogénicos pueden afectar tanto a la emisión de las llamadas de alarma como la respuesta de los individuos que las reciben (Marler et al. 1986; Clergeau et al. 2006; Méndez & Sandoval 2017).

Objetivo general:

Evaluar la variación del comportamiento vocal y territorial de la avifauna en un gradiente urbano y de ruido antropogénico

Objetivo específico 1: Describir la variación temporal y espacial del área de los territorios de *Melospiza leucotis* con base en la variación de la sincronización de los duetos de sus parejas en un gradiente urbano y de ruido antropogénico.

Hipótesis: *Melospiza leucotis* ajustará el tamaño de su territorio como consecuencia de la variación en las características de los duetos por el efecto del ruido según el gradiente.

Predicción 1: Las parejas de *Melospiza leucotis* con duetos más sincronizados, independientemente del gradiente urbano y del ruido antropogénico, tendrán territorios más grandes, porque individuos con duetos más sincronizados serán más efectivos defendiendo territorios.

Predicción 2: El tamaño del territorio de las parejas de *Melospiza leucotis* disminuirá a lo largo de un gradiente urbano y de niveles de ruido antropogénico, porque en áreas más urbanizadas hay más ruido antropogénico el cual afecta la sincronización de los duetos de *Melospiza leucotis*, que es la que en última instancia afecta el tamaño territorial.

Objetivo específico 2: Estudiar el efecto de diferentes niveles de ruido antropogénico dentro de un gradiente urbano sobre la respuesta a dos tipos de llamadas de alarma de *Troglodytes aedon* por parte de la comunidad de aves residentes.

Hipótesis 1: Las aves territoriales responderán diferente a las llamadas de alarma dependiendo del valor de la frecuencia mínima con que cada llamada es emitida y a los niveles de ruido antropogénico en cada sitio.

Predicción 1: Las aves territoriales exhibirán una respuesta más agresiva a las llamadas de alarma con frecuencias más altas porque son menos enmascaradas por las frecuencias del ruido antropogénico.

Hipótesis 2: Las aves territoriales responderán diferente a las llamadas de alarma dependiendo de la distancia al territorio. Esto es otra predicción... spp territoriales tendrán una resp diferente... no explicas el por qué... el porqué de esta respuesta es tu hipótesis

Predicción 2: Las aves territoriales van a responder de igual manera a ambas llamadas dentro del territorio independiente de los niveles de ruido, pero van a responder más a las llamadas con frecuencias más bajas producidas fuera del territorio porque éstas se desplazan distancias más largas sin degradarse, a diferencia que las llamadas con frecuencias altas, independiente del ruido antropogénico.

Predicción 3: En los sitios con menos ruido antropogénico dentro del gradiente urbano las aves territoriales van a responder con la misma intensidad a cada llamada de alarma porque el ruido no las enmascara, pero en los sitios con mayor ruido antropogénico las aves van a responder más agresivamente a las llamadas con frecuencias más altas, porque son menos enmascaradas por el ruido antropogénico.

Hipótesis 3: La cantidad de especies que van a responder a los estímulos varía según el gradiente urbano

Predicción 4: Dentro del gradiente urbano van a responder menos número de especies porque la riqueza es menor, que en sitios menos urbanizados.

Predicción 5: Las especies que van a responder en los sitios más urbanizados son diferentes a las que van a responder en los sitios menos urbanizados porque la estructura de la comunidad cambia según el desarrollo urbano.

Hay confusión entre hipótesis y predicciones.

Materiales y métodos

Sitio de estudio

Voy a realizar el estudio en cuatro poblaciones a lo largo del gradiente urbano. 1) Universidad de Costa Rica (9°56'N, 84°05'W; altitud 1200 m) el cual es clasificado como altamente urbanizado, porque el 80% del área de estudio corresponde a zonas urbanas y carreteras de alto tránsito. 2) Jardín Botánico Lankester (09°50'N, 83°53'N; altitud 1400 m) clasificado como un sitio medianamente urbanizado, porque la cobertura urbana y natural del área es similar. 3) Norte de Heredia (10°01'N, 84°05'W; altitud 1200-1500 m), clasificado como medianamente baja urbanización, porque la cobertura urbana es aproximadamente del 30%. 4) Monteverde (10°18'N, 84°48'; altitud 1600 m) el cual es un sitio de baja urbanización, porque la cobertura urbana representa <10%.

Medición de los territorios

Voy a medir el tamaño de los territorios de *Melospiza leucotis* una especie que disminuye su abundancia y aumenta en promedio el tamaño de los territorios desde las zonas naturales hacia las zonas más urbanizadas dentro del gradiente urbano (Juarez et al. 2022). Sin embargo, dentro de cada población los territorios de las especies también varían en tamaño (Juaréz et al. 2020). Las mediciones las realizaré durante el periodo reproductivo de la especie (abril a julio) porque fuera de esta época las interacciones son menos frecuentes entre los miembros de la pareja y no hay cantos por parte de los machos en los límites de su territorio lo que dificultaría definir con precisión los bordes del territorio (Sandoval et al. 2016; Juarez et al. 2020). Para establecer los límites de cada territorio, tomaré las coordenadas de cada sitio usado por cada individuo de la pareja para vocalizar, percharse o alimentarse de 05:00-06:00 h que es cuando voy a realizar la grabación de los duetos (ver abajo). Para esto voy a utilizar un dispositivo de sistema de posicionamiento global (GPS, GARMIN modelo map 64, precisión= 3 m) para marcar un mínimo de 13 puntos por territorio (Juarez et al. 2020). Una vez obtenidos los puntos, voy a estimar el área de cada territorio utilizando el método de polígono mínimo

convexo (Juárez et al. 2020) que estima el tamaño del territorio usando un conjunto de coordenadas de cada pareja focal, usando el paquete “adehabitat” en R (Marshall & Cooper 2004; Calenge 2006; Ruiz-Sánchez et al. 2017).

Grabación de los duetos y la variación de su territorio

Voy a grabar al menos cinco duetos de contacto (Méndez & Sandoval 2017) de las parejas de *M. leucotis* utilizando el método de grabación focal, de 5:00 a 6:00 h, que es el periodo de mayor actividad vocal en la especie (Sandoval et al 2015). Voy a usar una grabadora Marantz PMD661 con una frecuencia de muestreo de 44.1 kHz, con precisión de 24 bit, y en formato WAV y un micrófono direccional Sennheiser ME66/K6. Realizaré las grabaciones durante la temporada reproductiva (abril-junio), donde su comportamiento vocal y territorial es más pronunciado (Sandoval et al 2015; 2016). Durante cada sesión de grabación focal, mediré el nivel de ruido máximo y mínimo dentro del territorio cada 10 minutos usando un mini medidor de ruido Sper Scientific 840014 (con rango de 30 – 130 dB).

Análisis de los duetos

Voy a medir la sincronía de los duetos voy a utilizar únicamente duetos completos (Sandoval et al. 2016) grabados con una buena proporción de energía vs. ruido y que no tengan traslape con otros sonidos. Las mediciones de sincronía las realizaré dividiendo el dueto en tres secciones (Fig. 1) según lo reportado por Sandoval et al. (2016) y Méndez y Sandoval (2019): (1) primera sección con 1 a 6 elementos introductorios al inicio del dueto; (2) sección intermedia producida por el solapamiento en tiempo y frecuencia del sonido por ambos individuos; y (3) la sección final, producida por el segundo individuo que se incorpora al dueto, siendo posible reconocerlo por los elementos individuales y silencios entre elementos. En cada

dueto mediré: (1) duración de la primera sección del dueto, desde el inicio de la contribución del primer individuo hasta el inicio de la sección intermedia; (2) duración de la sección intermedia, la cual incluye toda la parte traslapada de ambos individuos en el dueto; (3) duración de la sección final, será la medida del final de la sección intermedia hasta el final del dueto; (4) diferencia de frecuencia en kHz, entre la frecuencia mínima de la sección inicial y la sección intermedia; (5) diferencia de frecuencia en kHz, entre la frecuencia máxima de la sección intermedia y la sección final; (6) la frecuencia mínima en kHz en cada sección; y (7) la frecuencia máxima en kHz de cada sección (Fig. 1). Con esto estimaré la variación de cada sección, que es un estimador de sincronía de los duetos (Farabaugh 1982; Méndez et al. 2020). Voy a realizar las medidas utilizando Raven Pro 1.6.1 (Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, NY, U.S.A) con los siguientes parámetros: resolución temporal de 5.8 ms y una frecuencia de resolución de 188 Hz (configuración: Ventana Hann; Muestra de 256 kHz, solapamiento del 50%). Para obtener los valores de cada medida utilizaré una combinación de las ventanas de espectrograma para la identificación de los duetos, oscilograma para medir la duración, y espectro de poder para medida de frecuencia (Podos 2001; Sandoval et al. 2013).

Respuesta de las aves territoriales a las llamadas de alarma según el gradiente urbano

Utilizaré dos llamadas de alarma de *Troglodytes aedon* una especie que concurre a lo largo del gradiente urbano a estudiar, lo que me permitirá comparar la respuesta de las aves a lo largo de este gradiente y entre sitios con diferentes niveles de ruido antropogénico. Voy a realizar los experimentos de playback en las mismas cuatro poblaciones mencionadas arriba. Los experimentos los realizaré de setiembre a octubre del 2021, de 6:00 a 9:00 h, cuando la especie y comunidad de aves son más activas (dos Santos et al. 2016).

Voy a utilizar como estímulo llamadas de alarma tipo I (frecuencia máxima de amplitud 6 kHz y 400-600 ms de duración) y tipo II (frecuencia máxima de amplitud 3 kHz y 100 ms) de

Troglodytes aedon (Serra y Fernández 2021). Las llamadas de alarma tipo I las produce *T. aedon* cuando acosa a un depredador cercano al territorio de anidación (Corral et al. 2012). Las llamadas tipo II las produce en presencia de un depredador, pero lejos del nido (Carro y Fernández 2021). Las grabaciones utilizadas para crear los estímulos las obtendré de la Colección de Bioacústica de Zoología, del CIBET, Universidad de Costa Rica. Estas son grabaciones en formato WAV. Donde elegiré 1 grabación de cada llamada con la mejor relación señal vs. ruido posible, esto para mantener la consistencia de los datos obtenidos. Seleccionaré llamadas que no se traslapen con otro sonido dentro del rango de frecuencias. Filtraré los sonidos externos por debajo de los 1 kHz y por encima de los 9 Hz para llamadas tipo I y por debajo de 1 kHz y por encima de los 6 kHz para llamadas tipo II usando el filtro FFT (Fast Fourier Transform) en el programa Adobe Audition 1.0 (Adobe System incorporated). Posterior a ello, normalizaré ambos tipos de llamadas a -1dB para estandarizar la amplitud.

Crearé un estímulo de 1min de duración para cada llamada. La tasa de llamadas para tipo I será de 64 llamadas/min y para tipo II de 305 llamadas/min siguiendo los métodos previamente publicados y que reflejan los valores promedio de las tasas de llamada para cada tipo (Carro y Fernández 2021). Crearé dos controles, uno para cada tipo de llamada utilizando ruido blanco en Adobe Audition 1.0. El control para llamadas tipo I será un tono puro de 6 kHz y 0.5s de duración, que repetiré a una tasa de 64 llamadas/min y para el tipo II será un tono puro de 3 kHz de 0.1 s de duración a una tasa de 305 llamadas/min. Los estímulos serán almacenados en un reproductor de audio portátil (iPod nano, Apple) y los reproduciré utilizando un parlante Anchor AN-Mini (frecuencia de respuesta de 100 – 20 000 Hz). El volumen del parlante lo mantendré constante durante los experimentos, a 60 dB, medido a 1 metro de distancia con un sonómetro (Sper Scientific Digital Mini Sound Meter NIB – 850014 usando “weighting en A y en respuesta rápida). Esto lo consideraré para que la amplitud de los estímulos sea similar a la amplitud de las vocalizaciones de *T. aedon* en estado natural, según

los protocolos de reproducción de estímulos utilizado en estudios previos para esta especie (Carro & Fernández, 2021).

En cada población de estudio colocaré el parlante a 10 m desde el borde hacia el interior y a 16 m fuera del borde del territorio de *M. leucotis*. La mitad de territorios en cada población de estudio recibirán el estímulo dentro de territorio el día 1 y la otra mitad el día 2, lo anterior para asegurar que las condiciones climáticas que pueden variar entre días no afecten la respuesta de las aves. Evitaré realizar el experimento en territorios vecinos el mismo día para evitar la familiarización de los estímulos producidos. Para evitar un efecto de orden de las llamadas en la respuesta, seleccionaré aleatoriamente el orden a presentar cada estímulo dentro del territorio y tomando en cuenta cuál fue el orden de presentación a los vecinos para no repetirlo. Colocaré el parlante a 1.5 m de altura del suelo, la cual es una altura común de percha y canto de *T. aedon* en los sitios de estudio. Además, colocaré marcas a 5 m a cada lado del parlante, para usarlas como radio de referencia para las observaciones de las respuestas de comportamiento durante la realización de los estímulos. Durante cada experimento, me ubicaré a 8 m del parlante sin moverme para evitar interferencias en las respuestas observadas. Mediré el ruido dentro de los territorios y el área circundante antes y después de cada experimento, utilizando un sonómetro (Sper Scientific Digital Mini Sound Meter NIB – 850014 usando weighting en A y en respuesta rápida). Realizaré siete mediciones de los valores máximos y mínimo cada 10 s durante 1 min justo después de colocar el parlante (antes de iniciar el experimento) y después de finalizado el experimento, dentro de los 5m de radio delimitados para las medidas de comportamiento (ver abajo).

Realizaré cada uno de los experimentos de playbacks de la siguiente manera: presentaré un estímulo de 1 min de duración, seguido por 3 min de silencio. Durante el minuto de estímulo y los 2 primeros minutos de silencio anotaré las respuestas de las parejas de *M. leucotis* y la comunidad de aves a cada estímulo (Figs. 1-2). Dejaré 1 min adicional de

recuperación, donde las aves pueden volver a las actividades previas al estímulo, antes de iniciar el siguiente estímulo, repitiéndose 4 veces por territorio, con los estímulos tipo I, tipo II, control I y control II (Fig. 2) (Sandoval & Wilson, 2012; Sandoval et al. 2013). Durante cada sesión de experimento de playback mediré seis variables de comportamiento: 1) el tiempo, en segundos, en que realizan la primera vocalización desde que se inicia el estímulo (si no vocalizan durante el periodo de estímulo u observación se les asignará el valor de 181 s, que es 1 s mayor al tiempo máximo de observación), 2) el tiempo, en segundos que tarda en llegar cualquier especie a 5 m del parlante desde el inicio del estímulo (si no se acercan les asignaré el valor de 181 s), 3) el tiempo, en segundos que tarda en llegar el primer individuo de *T. aedon* a 5 m del parlante desde el inicio del estímulo (si no se acercan les asignaré el valor de 181 s), 4) el tiempo, en segundos, en que permanecen dentro del área alrededor del parlante las aves (si no permanecen dentro del radio de los 5m se les asignará un valor de 0 s), 5) cuantas especies observo dentro del radio de los 5 m, y 6) máximo número de individuos por especies que observo simultáneamente dentro del radio de los 5 m del parlante.

Análisis estadístico

Para el primer objetivo específico

Utilizaré modelos lineales mixtos para comparar si los cambios en los niveles de ruido afectan la coordinación de los duetos y el tamaño del territorio dentro del gradiente urbano. Utilizaré como variables respuesta: el valor medio de las características de coordinación de los duetos para cada sección (7 niveles) y el tamaño del territorio estimado para cada año para cada pareja. Utilizaré como variables predictoras 1) la población que está relacionado directamente con el gradiente urbano (4 niveles); 2) el valor promedio del ruido medido dentro de cada territorio (variable continua); y 3) la interacción entre ambas. Incluiré la pareja como factor

aleatorio ya que en todos o la mayoría de los casos la misma pareja será evaluada en años consecutivos.

Voy a realizar un modelo lineal mixto, con estructura de error gaussiano, para determinar si las parejas con duetos más sincronizados tienen territorios más grandes dentro del gradiente urbano. Mi variable respuesta es el tamaño del territorio cada año, y mis variables independientes son 1) los valores de sincronización de cada sección del dueto (siete niveles); 2) la población donde se encuentra cada pareja dentro del gradiente (4 niveles); y 3) la interacción. Incluiré la pareja como factor aleatorio ya que en todos o la mayoría de los casos la misma pareja será evaluada en años consecutivos.

Para el segundo objetivo específico:

Utilizaré un análisis de componentes principales (ACP) para crear una o dos nuevas variables respuestas que resuman las seis variables de comportamientos descritos en la sección de respuesta de las aves territoriales a las llamadas de alarma. Los componentes principales serán las nuevas variables dependientes para los análisis. Realizaré un análisis lineal mixto para determinar si la intensidad de la respuesta de las aves (uno o dos componentes principales) varía según 1) el tipo de estímulo (4 niveles); 2) los niveles de ruido del territorio; 3) la distancia al territorio (2 niveles); 4) la población que está relacionado directamente con el gradiente urbano (4 niveles), y 5) las interacciones de segundo orden entre las variables. Utilizaré el código del territorio y el día como factores aleatorios.

Permisos

Para realizar este proyecto cuento con los siguientes permisos: de entrada, a los sitios de grabación en la Universidad de Costa Rica, Jardín Botánico Lankester, Estación Biológica

Monteverde y cafetales al norte de Heredia tramitados por mi tutor. Para el anillamiento y captura de individuos de *Melospiza leucotis* mi tutor cuenta con los permisos en su proyecto de investigación.

Referencias

Altmann, S.A. (1956). Avian mobbing behavior and predator recognition. *Condor* 58: 241-253.

Alberti, M., Marzluff, J., & Hunt, V. M. (2017). Urban driven phenotypic changes: Empirical observations and theoretical implications for eco-evolutionary feedback. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 372(1712).
<https://doi.org/10.1098/rstb.2016.0029>

Aling, R. J. & R. G. Healy. (1987). Urban and built-up land area changes in the United States: an empirical investigation of determinants. *Land Economics* 63:215-226.

Aronson, M. F. J., Sorte, F. A. La, Nilon, C. H., Katti, M., Goddard, M. A., Lepczyk, C. A., Warren, P. S., Williams, S. G., Cilliers, S., Clarkson, B., Dobbs, C., Dolan, R., Hedblom, M., Klotz, S., Kooijmans, J. L., Siebert, S., Sushinsky, J., Werner, P., & Pys, P. (2014). A global analysis of the impacts of urbanization on bird and plant diversity reveals key anthropogenic drivers.

Aylor, D. (1972). Noise reduction by vegetation and ground. *J. Acoust. Soc. Am.* 51, 197-205.

Bañbura, J., & Bañbura, M. (2012). Blue Tits *Cyanistes Caeruleus* And Great Tits *Parus Major* As Urban Habitat Breeders. *International Studies on Sparrows*, 36(1), 66–72.
<https://doi.org/10.1515/isspar-2015-0014>

Bergquist, C. A. L. (1985). Differences in the diet of the male and female tui (*Prosthemadera novaeseelandiae*: Meliphagidae). *New Zealand Journal of Zoology* [N.Z. J. ZOOL.] 12(4): 573-576

- Biamonte, E., Sandoval, L., Chacón, E., & Barrantes, G. (2011). Effect of urbanization on the avifauna in a tropical metropolitan area. *Landscape Ecology*, 26(2), 183–194. <https://doi.org/10.1007/s10980-010-9564-0>
- Bormpoudakis, D., Sueur, J., & Pantis, J. D. (2013). Spatial heterogeneity of ambient sound at the habitat type level: Ecological implications and applications. *Landscape Ecology*, 28(3), 495–506. <https://doi.org/10.1007/s10980-013-9849-1>
- Blair, R. B. (1996). Land use and avian species diversity along an urban gradient. *Ecological Applications*, 6(2), 506–519. <https://doi.org/10.2307/2269387>
- Bradbury, D. T. & Vehrencamp, K. B. (1998). *Principles of Animal Communication*. Sinauer, Sunderland.
- Bressler, S. A., Diamant, E. S., Tingley, M. W., & Yeh, P. J. (2020). Nests in the cities: Adaptive and non-adaptive phenotypic plasticity and convergence in an urban bird: Adaptive Plasticity and Convergence. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 287(1941). <https://doi.org/10.1098/rspb.2020.2122>
- Brown, J.L. (1963). Social organization and behavior of the Mexican Jay. *Condor*. 1963; 65:126–53.
- Brown, J.L. (1969). Territorial behavior and population regulation in birds: a review and re-evaluation. *Wilson Bull*, 81:293-329.
- Brown, A. L. (1991). Urban Noise Urban Noise. *Applied Acoustics*, 50, 1–5.
- Brown, C.R. & Bomberger Brown, M. (2013) Where has all the road kill gone? *Curr. Biol.* 23, R233–R234. (doi:10.1016/j.cub.2013.02.023)
- Brumm, H. & Slabbekoorn, H. (2005). Acoustic communication in noise. *Adv. Stud. Behav.* 35, 151-209.

- Cadena, C.D., Klicka, J. & Ricklefs, R.E. (2007). Evolutionary differentiation in the Neotropical montane region: molecular phylogenetics and phylogeography of Buarremon brush-finches (Aves, Emberizidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 44, 993–1016. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2006.12.012>
- Calenge, C. (2006). The package “adehabitat” for the R software: A tool for the analysis of space and habitat use by animals. *Ecological Modelling*, 197(3–4), 516–519. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2006.03.017>
- Caro, T. (2005) Antipredator defenses in birds and mammals. University of Chicago Press, Chicago
- Carro, M. & Fernández, G. (2021). Alarm calls of house wrens (*Troglodytes aedon bonariae*) elicit response of conspecific and heterospecific species. *Behaviour*. DOI:10.1163/1568539X-bja10097
- Carpenter, F.L., Paton, D.C & Hixon, M.A. (1983). Weight gain and adjustment of feeding territory size in migrant hummingbirds. *Proc Natl Acad Sci*. 1983;80:7259–63.
- Carvajal-Castro, J. D., Ospina, A. M., Toro-López, Y., Pulido, A., Cabrera-Casas, L. X., Guerrero-Peláez, S., García-Merchán, V. H. & Vargas-Salinas, F. (2019). Birds vs bricks: Patterns of species diversity in response to urbanization in a Neotropical Andean city. 1–20.
- Corral, M. G., Carro, M. E., & Fernández, G. J. (2012). Alarm calls of nesting Southern House Wrens (*Troglodytes musculus*). *Ornitología Neotropical*, 23(2), 251–260.
- Curio, E. (1978). The adaptative significance of avian mobbing. I. Teleonomic hypotheses and predictions. *Z Tierpsychol*48: 175-183.
- Chace, J. F., & Walsh, J. J. (2006). Urban effects on native avifauna: A review. *Landscape and Urban Planning*, 74(1), 46–69. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2004.08.007>

- Charmantier, A., Demeyrier, V., Lambrechts, M., Perret, S., & Grégoire, A. (2017). Urbanization is associated with divergence in pace-of-life in great tits. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 5(MAY), 1–13. <https://doi.org/10.3389/fevo.2017.00053>
- Clergeau, P., Croci, S., Jokimäki, J., Kaisanlahti-Jokimäki, M. L., & Dinetti, M. (2006). Avifauna homogenisation by urbanisation: Analysis at different European latitudes. *Biological Conservation*, 127(3), 336–344. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.06.035>
- Dahlin, C. R., Blake, C., Rising, J., & Wright, T. F. (2018). Long-term monitoring of Yellow-naped Amazons (*Amazona auropalliata*) in Costa Rica: breeding biology, duetting, and the negative impact of poaching. *Journal of Field Ornithology*, 89(1), 1–10. <https://doi.org/10.1111/jofo.12240>
- Derryberry, E. P. (2009). Ecology shapes birdsong evolution: Variation in morphology and habitat explains variation in white-crowned sparrow song. *American Naturalist*, 174(1), 24–33. <https://doi.org/10.1086/599298>
- Derryberry, E. P., Gentry, K., Derryberry, G. E., Phillips, J. N., Danner, R. M., Danner, J. E., & Luther, D. A. (2017). White-crowned sparrow males show immediate flexibility in song amplitude but not in song minimum frequency in response to changes in noise levels in the field. *Ecology and Evolution*, 7(13), 4991–5001. <https://doi.org/10.1002/ece3.3037>
- Donnelly, R. & Marzluff, J.M. (2004). Importance of reserve size and landscape context to urban bird conservation. *Conserv Biol* 18:733–745
- Dos Santos, E.B., Llambías, P.E. & Rendall, D. (2016). The structure and organization of song in Southern House Wrens (*Troglodytes aedon chilensis*). *J. Ornithol.* 157: 289-301.
- Duca, C., & Marini, M. Â. (2014). Territorial system and adult dispersal in a cooperative-breeding tanager. *The Auk*, 131(1), 32–40. <https://doi.org/10.1642/auk-13-005.1>
- Dudaniec, R. Y., Schlotfeldt, B. E., Bertozzi, T., Donnellan, S. C., & Kleindorfer, S. (2011). Genetic and morphological divergence in island and mainland birds: Informing conservation

priorities. *Biological Conservation*, 144(12), 2902–2912.

<https://doi.org/10.1016/j.biocon.2011.08.007>

Dutour, M., Lena, J. P., & Lengagne, T. (2016). Mobbing behaviour varies according to predator dangerousness and occurrence. *Animal Behaviour*, 119(February 2019), 119–124.

<https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2016.06.024>

Emlen, J. T. (1957). Defended area? – A critique of the territory concept and of conventional thinking. *Ibis*, 99:352.

Emlen, J.T. (1974). An Urban community in Tucson, Arizona: derivation, structure, regulation. *Condor*. 76:184-97.

Emlen, S.T (1982). The evolution of helping. I. An ecological constraints model. *Am. Nat.* 119: 29-39.

Fallow, P. M., Gardner, J. L., & Magrath, R. D. (2011). Sound familiar? Acoustic similarity provokes responses to unfamiliar heterospecific alarm calls. *Behavioral Ecology*, 22(2), 401–410. <https://doi.org/10.1093/beheco/arq221>

Farabaugh S. (1982). The ecological and social significance of duetting. In: Kroodsma DE, Miller EH, editors. *Acoustic communication in birds, volume 2: song learning and its consequences*. United States of America: Academic Press; p. 85-124.

Farwell, L.S. & Marzluff, J.M. (2013) A new bully on the block: does urbanization promote Bewick's wren (*Thryomanes bewickii*) aggressive exclusion of Pacific wrens (*Troglodytes pacificus*)? *Biol. Conserv.* 161, 128–141. (doi:10.1016/j.biocon.2013.03.017)

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

- Franco, P. & Slabbekoorn, H. (2009). Repertoire size and composition in great tits: a flexibility test using playbacks. *Anim. Behav.* 77, 261 – 269.
- Gough, D.C., Mennill, D.J. & Nol, E. (2014). Singing seaside: Pacific Wrens (*Troglodytes pacificus*) change their songs in the presence of natural and anthropogenic noise. *Wilson J. Ornithol.* 126: 269–278.
- Greggor, A. L., Clayton, N. S., Fulford, A. J. C., & Thornton, A. (2016). Street smart: Faster approach towards litter in urban areas by highly neophobic corvids and less fearful birds. *Animal Behaviour*, 117(June), 123–133. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2016.03.029>
- Grimm, N. B., Faeth, S. H., Golubiewski, N. E., Redman, C. L., Wu, J., Bai, X., & Briggs, J. M. (2008). Global change and the ecology of cities. *Science*, 319(5864), 756–760. <https://doi.org/10.1126/science.1150195>
- Hall, M.L. (2000). The function of duetting in magpie-larks: conflict, cooperation or commitment? *Anim Behav.* 6:667-677.
- Hall, M.L. (2004). A review of hypotheses for the functions of avian duetting. *Behav Ecol Sociobiol* 2004: 55:415-30.
- Hall, M.L. & Peters, A. (2008). Coordination between the sexes for territorial defence in a duetting fairy-wren. *Anim Behav.* 76:65-73.
- Hall, M. L. (2009). Chapter 3: a review of vocal duetting in birds. *Adv Study Behav.* 40:67–121.
- Halkin, S.L. & Linville, S.U. (1999). Northern Cardinal *Cardinalis cardinalis*. In: Poole AF, Gill FB, editors. *Birds of North America*, version 2.0. Ithaca: Cornell Lab of Ornithology. <https://birdsna.org/Species-Account/bna/species/norcar>.
- Halfwerk, W. & Slabbekoorn, H. (2009). A behavioural mechanism explaining noise-dependent frequency use in urban birdsong. *Anim. Behav.* 78: 1301–1307.
- Hammer Ø., Harper DAT., Ryan PD. (2001). PAST: paleontological statistics software package for education and data analysis, Version 2.04. *Paleontol Electronica.* 4:1–9.

- Hill, S. (2011). The vocalisation of tui (*Prosthemadera novaeseelandiae*) (Master thesis in Conservation Biology). Massey University, Albany, New Zealand.
- Hoorn, C., Wesselingh, F.P., ter Steege, H., Bermudez, M.A., Mora, A., Sevink, J., Sanmartín, I., Sanchez-Meseguer, A., Anderson, C.L., Figueiredo, J.P., Jaramillo, C., Riff, D., Negri, F.R., Hooghiemstra, H., Lundberg, J., Stadler, T., Särkinen, T. & Antonelli, A. (2010). Amazonia through time: Andean uplift, climate change, landscape evolution, and biodiversity. *Science*, 330, 927–931. <https://doi.org/10.1126/science.1194585>
- Hu, Y. & Cardoso, G.C. (2010). Which birds adjust the frequency of vocalizations in urban noise? *Anim. Behav.* 79: 863–867.
- Hurd, C.R. (1996). Interspecific attraction to the mobbing calls of black-capped chickadees *Parus atricapillus*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 38: 287-292.
- Isaksson, C. (2018). Impact of Urbanization on Birds. *Bird Species How They Arise, Modify and Vanish*. 235 – 257. Springer
- Johnson, L.S. (2014). House Wren *Troglodytes aedon*. In: Poole AF. Editor. *Birds of North America*, version 2.0. Ithaca: Cornell Lab of Ornithology. <https://birdsna.org/Species-Account/bna/species/houwre>.
- Juárez, R., Chacón-Madrigal, E., & Sandoval, L. (2020). Urbanization has opposite effects on the territory size of two passerine birds. *Avian Research*, 11(1), 1–9. <https://doi.org/10.1186/s40657-020-00198-6> <https://doi.org/10.1186/s40657-020-00198-6>
- Juárez, R., Ruiz-Gutiérrez, V., & Sandoval, L. (2022). Surviving in cities: the case of a year-round territorial bird in the Neotropics. *Journal of Urban Ecology*, 8(1), 1–7. <https://doi.org/10.1093/jue/juac006>

- Kattan, G.H. & Beltran, J.W. (2002). Rarity in antpittas: territory size and population density of five *Grallaria spp* in a regeneration habit mosaic in the Andes of Colombia. *Bird Conserv Int.* 2002
- Ku-Peralta, W., Navarro-Sigüenza, A. G., Sandoval, L., & Roberto Sosa-López, J. (2020). Geographic variation in the duets of the Rufous-naped Wren (*Campylorhynchus rufinucha*) complex. *Auk*, 137(3), 1–14. <https://doi.org/10.1093/auk/ukaa015>
- Kraaijeveld, K. & Dickinson, J.L. (2001). Family-based winter territoriality in western blue-birds, *Sialia mexicana*: the structure and dynamics of winter groups. *Animal Behav*; 61:109–17.
- Laiolo, P. (2011). The Rufous-collared Sparrow *Zonotrichia capensis* utters higher frequency songs in urban habitats. *Rev. Catalana Ornitol.* 27:25–30.
- Lee, K.N. (2007). An urbanizing world. In L. Starke (Ed.), *State of the World 2007: Our urban future* (pp. 3-21). New York/London: W.W. Norton & Company.
- Leveau, C. M., & Leveau, L. M. (2005). Avian community response to urbanization in the pampean region, Argentina. *Ornitologia Neotropical*, 16(4), 503–510.
- Lima, S. L., & Dill, L. M. (1990). Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. *Canadian Journal of Zoology*, 68(4), 619–640. <https://doi.org/10.1139/z90-092>
- Logue, D.M. (2005). Cooperative defense in duet singing birds. *Cognitie, Creier, Comportament.* 9:497-510.
- Logue, D.M. (2007). How do they duet? Sexually dimorphic behavioural mechanisms structure duet song in the black-bellied wren. *Anim Behav.* 73:105-113.
- Lowry, H., Lill, A., & Wong, B. B. M. (2013). Behavioural responses of wildlife to urban environments. *Biological Reviews*, 88(3), 537–549. <https://doi.org/10.1111/brv.12012>

- Luniak, M., Mulsow, R., & Walasz, K. (1990). Urbanization of the European blackbird - expansion and adaptations of urban population. *Urban Ecological Studies in Central and Eastern Europe. Proc. International Symposium, Warszawa-Jablonna, 1986, April*, 187–200.
- Luther, D., & Baptista, L. (2010). Urban noise and the cultural evolution of bird songs. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 277(1680), 469–473. <https://doi.org/10.1098/rspb.2009.1571>
- MacGregor-Fors, I., & Escobar-Ibáñez, J. F. (2017). Avian ecology in Latin American cityscapes. In *Avian Ecology in Latin American Cityscapes*. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-63475-3>
- Manser, M. B., Bell, M. B., & Fletcher, L. B. (2001). The information that receivers extract from alarm calls in suricates. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 268(1484), 2485–2491. <https://doi.org/10.1098/rspb.2001.1772>
- Manser, M. B., Seyfarth, R. M., & Cheney, D. L. (2002). Suricate alarm calls signal predator class and urgency. *Trends in Cognitive Sciences*, 6(2), 55–57. [https://doi.org/10.1016/S1364-6613\(00\)01840-4](https://doi.org/10.1016/S1364-6613(00)01840-4)
- Marler, P., Dufty, A., & Picker, R. (1986). Vocal communication in the domestic chicken. I: Does a sender communicate information about the quality of a food referent to a receiver? *Animal Behaviour*, 188–193. [https://doi.org/10.1016/0003-3472\(86\)90022-9](https://doi.org/10.1016/0003-3472(86)90022-9)
- Marshall, M.R. & Cooper, R.J. (2004). Territory size of a migratory songbird in response to caterpillar density and foliage structure. *Ecology*. 85; 432-45.
- Martinez, T. (2014). Treinta años de metamorfosis urbana territorial en el Valle Central. *Vigesimoprimer Informe Estado de la Nación*.
- Marzluff J.M. & Ewing, K. (2001). Restoration of fragmented landscapes for the conservation of birds: a general framework and specific recommendations for urbanizing landscapes. *Restor Ecol* 9:280–292. <https://doi.org/10.1046/j.1526-100x.2001.009003280.x>

- Marzluff JM, Rodewald A. (2008). Conserving biodiversity in urbanizing areas: nontraditional views from a bird's perspective. *Cit Environ*; 2008;1:1–27
- Marzluff, J. M., DeLap, J. H., Oleyar, M. D., Whittaker, K. A., & Gardner, B. (2016). Breeding dispersal by birds in a dynamic urban ecosystem. *PLoS ONE*, 11(12), 1–20. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0167829>
- Méndez, C., & Sandoval, L. (2017). Dual Function of Chip Calls Depending on Changing Call Rate Related to Risk Level in Territorial Pairs of White-Eared Ground-Sparrows. *Ethology*, 123(3), 188–196. <https://doi.org/10.1111/eth.12584>
- Méndez, C., & Sandoval, L. (2019). Frequency and synchronisation features of a highly overlapped duet changes according to the context. *Bioacoustics*, 00(00), 1–13. <https://doi.org/10.1080/09524622.2019.1682672>
- Méndez, C., Barrantes, G., & Sandoval, L. (2021). The effect of noise variation over time and between populations on the fine spectrotemporal characteristics of different vocalization types. *Behavioural Processes*, 182. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2020.104282>
- Morse, M. N. (1941). The Role of Territory in Bird Life. *American Midland Naturalist*, 26(3), 441. <https://doi.org/10.2307/2420732>
- Muñoz, P., García-Rodríguez, A., & Sandoval, L. (2021). Urbanization, habitat extension and spatial pattern, threaten a costa rican endemic bird. *Revista de Biología Tropical*, 69(1), 170–180. <https://doi.org/10.15517/RBT.V69I1.41742>
- Murgui, E., & Hedblom, M. (2017). Ecology and conservation of birds in urban environments. In *Ecology and Conservation of Birds in Urban Environments*. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-43314-1>
- Møller, A. P. (2009). Successful city dwellers: a comparative study of the ecological characteristics of urban birds in the Western Palearctic. 849–858. <https://doi.org/10.1007/s00442-008-1259-8>

- McGowan, K.J. (2001). Demographic and behavioral comparisons of suburban and rural American Crows. In: Maezloff, J.M, Bowman, R., Donnelly, R, editors. Avian ecology and conservation in an urbanizing world. Norwell: Kluwer Academic Press; p. 365-81.
- McKinney, M.L. (2002). Urbanization, biodiversity, and conservation. *Bioscience* 52:883–890. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2002\)052\[0883:ubac\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2002)052[0883:ubac]2.0.co;2)
- Nemeth, E. & Brumm, H. (2009). Blackbirds sing higher-pitched songs in cities: adaptation to habitat acoustic or side-effect of urbanization? *Animal Behaviour*, 78, 637-641.
- Noble, G. K. (1939). The role of dominance in the social life of birds. *Auk*, 56: 263-273.
- Olden, J.D., Leroy Poff, N. & McKinney, M. L. (2006). Forecasting faunal and floral homogenization associated with human population geography in North America. *Biological Conservation* 127:261-271.
- Partecke, J., Gwinner, E., & Bensch, S. (2006). Is urbanisation of European blackbirds (*Turdus merula*) associated with genetic differentiation? *Journal of Ornithology*, 147(4), 549–552. <https://doi.org/10.1007/s10336-006-0078-0>
- Patricelli, G. L., & Blickley, J. L. (2006). Avian communication in urban noise: Causes and consequences of vocal adjustment. *Auk*, 123(3), 639–649. [https://doi.org/10.1642/0004-8038\(2006\)123\[639:ACIUNC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1642/0004-8038(2006)123[639:ACIUNC]2.0.CO;2)
- Perla, B. S., & Slobodchikoff, C. N. (2002). Habitat structure and alarm call dialects in Gunnison's prairie dog (*Cynomys gunnisoni*). *Behavioral Ecology*, 13(6), 844–850. <https://doi.org/10.1093/beheco/13.6.844>
- Podos, J. (2001). Correlated evolution of morphology and vocal signal structure in Darwin's finches. *Nature*, 409(6817), 185–188. <https://doi.org/10.1038/35051570>
- Price, T.D. (1984). Sexual selection on body size, territory and plumage variables in a population of Darwin's finches, *Evolution*. 38:327-41.

- Ramakrishnan U, Coss RG. (2000). Recognition of heterospecific alarm vocalizations by Bonnet Macaques (*Macaca radiata*). *J Comp Psy-chol.* 114:3–12.
- Redondo, P., Barrantes, G. & Sandoval, L. (2013). Urban noise influences vocalization structure in the House Wren *Troglodytes aedon*. *Ibis* 155: 621–625.
- Rek, P., & Osiejuk, T. S. (2013). Temporal patterns of broadcast calls in the corncrake encode information arbitrarily. *Behavioral Ecology*, 24(2), 547–552.
<https://doi.org/10.1093/beheco/ars196>
- Reynolds, S.J., Ibáñez-Álamo, J.D., Sumasgutner, P. & Mainwaring, M.C. (2019). Urbanisation and nest building in birds: a review of threats and opportunities. *J. Ornithol.* 160, 841–860. (doi:10. 1007/s10336-019-01657-8)
- 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, 381-399.
- Ríos-Chelén, A. A., Salaberria, C., Barbosa, I., Macías Gracias, C. & Gil, D. (2012). The learning advantage: bird species that learn their song show a tighter adjustment of song to noise environments than those that do not learn. *J. Evol. Biol* 25, 2171-2180.
- Ripmeester, E. A. P., Kok, J. S., van Rijssel, J. C., & Slabbekoorn, H. (2010). Habitat-related birdsong divergence: A multi-level study on the influence of territory density and ambient noise in European blackbirds. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 64(3), 409–418. <https://doi.org/10.1007/s00265-009-0857-8>
- Rooney, T., J. Olden, M. Leach, and D. Rogers (2007). Biotic homogenization and conservation prioritization. *Biological Conservation* 134:447–450.

- Rotenberry, J. T. (2002). Avian Ecology and Conservation in an Urbanizing World John M. Marzluff Reed Bowman Roarke Donnelly. In *The Auk* (Vol. 119, Issue 3). <https://doi.org/10.2307/4090001>
- Ruiz-Sánchez, A., Renton, K., & Rueda-Hernández, R. (2017). Winter habitat disturbance influences density and territory size of a Neotropical migratory warbler. *Journal of Ornithology*, 158(1), 63–73. <https://doi.org/10.1007/s10336-016-1368-9>
- Rutkowski, R., Rejt, L., Gryczynska-Siemiakowska, A., & Jagokowska, P. (2005). Urbanization Gradient and Genetic Variability of Birds — Example of Kestrels in Warsaw. *Tehethka*, 14(1), 130–136.
- RStudio Team (2020). RStudio: Integrated Development for R. RStudio, PBC, Boston, MA URL <http://www.rstudio.com/>.
- Sala, O. E., lii, F. S. C., Armesto, J. J., Berlow, E., Bloomfield, J., Dirzo, R., Huber-sanwald, E., Huenneke, L. F., Jackson, R. B., Kinzig, A., Leemans, R., Lodge, D. M., & Mooney, H. A. (2012). Global Biodiversity Scenarios for the Year 2100. 1770(2000). <https://doi.org/10.1126/science.287.5459.1770>
- Salomonson, M.G. & Balda, R.P. (1977). Winter territoriality of Townsend's Solitaires (*Myadestes townsendi*) in a pinon-juniper-ponderosa pine ecotone. *Condor*. 1977; 79:148–61.
- Sánchez, J.E., Barrantes, G. & Durán, F. (2004). Distribución, ecología y conservación de las aves de la cuenca del río Savegre, Costa Rica. *Brenesia* 61:63–93
- Sandoval, L., & Mennill, D. J. (2012). Breeding biology of white-eared ground-sparrows (*Melozone leucotis*), with a description of a new nest type. *Ornitologia Neotropical*, 23(2), 225–234.
- Sandoval, L., & Wilson, D. R. (2012). Local predation pressure predicts the strength of mobbing responses in tropical birds. *Current Zoology*, 58(5), 781–790. <https://doi.org/10.1093/czoolo/58.5.781>

- Sandoval, L., Méndez, C., & Mennill, D. J. (2013). Different vocal signals, but not prior experience, influence heterospecific from conspecific discrimination. *Animal Behaviour*, 85(5), 907–915. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2013.02.006>
- Sandoval, L., Méndez, C., & Mennill, D. J. (2014). Individual distinctiveness in the fine structural features and repertoire characteristics of the songs of white-eared ground-sparrows. *Ethology*, 120(3), 275–286. <https://doi.org/10.1111/eth.12206>
- Sandoval, L., Bitton, P. P., Doucet, S. M., & Mennill, D. J. (2014). Analysis of plumage, morphology, and voice reveals species-level differences between two subspecies of Prevost's ground-sparrow *Melospiza biarcuata* (Prévost and des Murs) (Aves: Emberizidae). *Zootaxa*, 3895(1), 103–116. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.3895.1.6>
- Sandoval, L., Dabelsteen, T., & Mennill, D. J. (2015). Transmission characteristics of solo songs and duets in a neotropical thicket habitat specialist bird. *Bioacoustics*, 24(3), 289–306. <https://doi.org/10.1080/09524622.2015.1076346>
- Sandoval, L., Méndez, C., & Mennill, D. J. (2016). Vocal behaviour of white-eared ground-sparrows (*Melospiza leucotis*) during the breeding season: Repertoires, diel variation, behavioural contexts, and individual distinctiveness. *Journal of Ornithology*, 157(1), 1–12. <https://doi.org/10.1007/s10336-015-1237-y>
- Sandoval, L., Bitton, P. P., Demko, A. D., Doucet, S. M., & Mennill, D. J. (2017). Phenotypic variation and vocal divergence reveals a species complex in White-eared Ground-sparrows (Cabanis) (Aves: Passerellidae). *Zootaxa*, 4291(1), 155–170. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4291.1.9>
- Sandoval, L., Epperly, K. L., Klicka, J., & Mennill, D. J. (2017). The biogeographic and evolutionary history of an endemic clade of Middle American sparrows: *Melospiza* and *Aimophila* (Aves: Passerellidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 110, 50–59. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2017.03.008>

- Sandoval, L., Juárez, R., & Villarreal, M. (2018). Different Messages are Transmitted by Individual Duet Contributions and Complete Duets in a Species with Highly Overlapped Duets. *The Open Ornithology Journal*, 11(1), 56–67. <https://doi.org/10.2174/1874453201811010056>
- Seress, G., Lipovits, Á., Bókony, V., & Czúni, L. (2014). Quantifying the urban gradient: A practical method for broad measurements. *Landscape and Urban Planning*, 131, 42–50. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2014.07.010>
- Serra, C., Fernández, G.J. (2011). Reduction of nestlings' vocalizations in response to parental alarm calls in the Southern House Wren, *Troglodytes musculus*. *J. Ornithol* 152, 331–336. <https://doi.org/10.1007/s10336-010-0595-8>
- Sol, D., González-Lagos, C., Moreira, D., Maspons, J., & Lapiedra, O. (2014). Urbanisation tolerance and the loss of avian diversity. *Ecology Letters*, 17(8), 942–950. <https://doi.org/10.1111/ele.12297>
- Sosa-López, J. R., & Mennill, D. J. (2014). Vocal behaviour of the island-endemic Cozumel Wren (*Troglodytes aedon beani*): Song structure, repertoires, and song sharing. *Journal of Ornithology*, 155(2), 337–346. <https://doi.org/10.1007/s10336-013-1008-6>
- Sordahl, T.A. (1990). The risks of avian mobbing and distraction behavior: an anecdotal review. *Wilson Bull.* 102: 349-352.
- Suarez-Rodriguez, M., Lopez-Rull, I. & Macias Garcia, C. (2012). Incorporation of cigarette butts into nests reduces nest ectoparasite load in urban birds: new ingredients for an old recipe? *Biol. Lett.* 9, 20120931. (doi:10.1098/rsbl.2012.0931)
- Suzuki, T. N. (2016). Referential calls coordinate multi-species mobbing in a forest bird community. *Journal of Ethology*, 34(1), 79–84. <https://doi.org/10.1007/s10164-015-0449-1>

- Suzuki, T. N. (2020). Other Species' Alarm Calls Evoke a Predator-Specific Search Image in Birds. *Current Biology*, 30(13), 2616-2620.e2. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2020.04.062>
- Shannon, G., McKenna, M. F., Angeloni, L. M., Crooks, K. R., Fristrup, K. M., Brown, E., Warner, K. A., Nelson, M. D., White, C., Briggs, J., McFarland, S., & Wittemyer, G. (2016). A synthesis of two decades of research documenting the effects of noise on wildlife. *Biological Reviews*, 91(4), 982–1005. <https://doi.org/10.1111/brv.12207>
- Skutch, A.F. (1953). Life history of the Southern House Wren. *Condor* 55: 121–149
- Slabbekoorn, H., & Boer-visser, A. Den. (2006). Report Cities Change the Songs of Birds. 2326–2331. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2006.10.008>
- Slabbekoorn, H. (2013). Songs of the city: Noise-dependent spectral plasticity in the acoustic phenotype of urban birds. *Animal Behaviour*, 85(5), 1089–1099. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2013.01.021>
- Slobodchikoff, C. N. (2009). Alarm Calls in Birds and Mammals. *Encyclopedia of Animal Behavior*, 40–43. <https://doi.org/10.1016/B978-0-08-045337-8.00014-0>
- Stiles, F.G & Skutch, AF. (1989). *A guide to the birds of Costa Rica*. Ithaca: Cornell University Press.
- Templeton, C. N., Greene, E., & Davis, K. (2005). Behavior: Allometry of alarm calls: Black-capped chickadees encode information about predator size. *Science*, 308(5730), 1934–1937. <https://doi.org/10.1126/science.1108841>
- Templeton, C. N., & Greene, E. (2007). Nuthatches eavesdrop on variations in heterospecific chickadee mobbing alarm calls. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104(13), 5479–5482. <https://doi.org/10.1073/pnas.0605183104>

- Tinbergen, N. (1936). The function of sexual fighting in birds; and the problem of the origin of "territory". *Bird Band*. 7:1-8.
- Torres-Gómez, M., Delgado, L. E., Marín, V. H., & Bustamante, R. O. (2009). Estructura del paisaje a lo largo de gradientes urbano-rurales en la cuenca del río Aisén (región de Aisén, Chile). *Revista Chilena de Historia Natural*, 82(1), 73–82. <https://doi.org/10.4067/s0716-078x2009000100005>
- Thibert-Plante, X. & Hendry, A. P. (2011). The consequences of phenotypic plasticity for ecological speciation. *Journal of Evolutionary Biology* 24, 326–342.
- Turner, W.R., Nakamura, T., Dinetti, M., (2004). Global urbanization and the separation of humans from nature. *BioScience* 54, 585–590
- United Nations Population Fund (2007). *State of the World Population: Unleashing the Potential of Urban Growth*. United Nations Population Fund, New York.
- Warren, P. S., Katti, M., Ermann, M., & Brazel, A. (2006). Urban bioacoustics: It's not just noise. *Animal Behaviour*, 71(3), 491–502. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2005.07.014>
- Warkentin, K. J., Keeley, A. T. H., & Hare, J. F. (2001). Repetitive calls of juvenile richardson's ground squirrels (*Spermophilus richardsonii*) communicate response urgency. *Canadian Journal of Zoology*, 79(4), 569–573. <https://doi.org/10.1139/cjz-79-4-569>
- Warren, P. S., Katti, M., Ermann, M., & Brazel, A. (2006). Urban bioacoustics: It's not just noise. *Animal Behaviour*, 71(3), 491–502. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2005.07.014>
- Weaving, M. J., White, J. G., Hower, K., Isaac, B., & Cooke, R. (2014). Sex-biased space-use response to urbanization in an endemic urban adapter. *Landscape and Urban Planning*, 130(1), 73–80. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2014.06.011>
- Wilcox, B.A., Murphy, D.O., (1985). Conservation strategy: the effects of fragmentation on extinction. *Am. Naturalist* 125, 879–887.

- Wiley, R.H. (1991). Associations of song properties with habitats for territorial oscine birds of eastern North America. *Am. Nat.* 138, 973-993.
- Wilson, D. R., & Mennill, D. J. (2011). Duty cycle, not signal structure, explains conspecific and heterospecific responses to the calls of Black-capped Chickadees (*Poecile atricapillus*). *Behavioral Ecology*, 22(4), 784–790. <https://doi.org/10.1093/beheco/arr051>
- Woltmann, S., & Sherry, T. W. (2011). High apparent annual survival and stable territory dynamics of Chestnut-backed Antbird (*Myrmeciza exsul*) in a large Costa Rican rain forest preserve. *Wilson Journal of Ornithology*, 123(1), 15–23. <https://doi.org/10.1676/10-017.1>
- Wood, W. E. & Yezerinac, S. M. (2006). Song sparrow (*Melospiza melodia*) song varies with urban noise. *The Auk* 123 (3), 650–659.
- Xie, S., Su, Y., Xu, W., Cai, W., Wang, X., Lu, F., & Ouyang, Z. (2019). The effect of habitat changes along the urbanization gradient for breeding birds: an example from the Xiong' an New Area. 1–22. <https://doi.org/10.7717/peerj.7961>
- Yahner, R.H. (1998). Changes in wildlife communities near edges. *Conserv Biol* 2:233–339
- Zuberbühler, K. (2000). Interspecies semantic communication in two forest primates. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 267(1444), 713–718. <https://doi.org/10.1098/rspb.2000.1061>
- Zuberbühler K. (2009). Survivor signals: the biology and psychology of animal alarm calling. In: Naguib M, Janik VM, editors. *Advances in the study of behavior*. Burlington (MA): Academic Press. p. 277–322.
- Zhou, Y., Radford, A. N., & Magrath, R. D. (2019). Why does noise reduce response to alarm calls? Experimental assessment of masking, distraction and greater vigilance in wild birds. *Functional Ecology*, 33(7), 1280–1289. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13333>

Zhu, X., Guan, Y., Qu, Y., David, G., Song, G., & Lei, F. (2018). Elevational divergence in the great tit complex revealed by major hemoglobin genes. *Current Zoology*, 64(4), 455–464.

<https://doi.org/10.1093/cz/zox042>

Presupuesto

item	precio	Proporcionado por
1 mini medidor de sonido Sper Scientific 850014	160 USD	Tutor
Grabadora Marantz PMD661	670 USD	Tutor
MicrofonoSennheiser K6/ME66	300 USD	Tutor
12 pilas recargables marca Energizer y Tenergy	16 USD	Tutor
Mango de pistola Rode	70 USD	Tutor
Protector de viento	60 USD	Tutor
Garmin GPSMap 64 s/n: 3BM116902	150 USD	Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica
Cargador de baterías Duracell 1000 de 4 pilas	70 USD	Tutor
Tarjeta SD 2GBV Panasonic clase 4	30 USD	Tutor
Transporte a los sitios de muestreo 5 meses x 4 semanas	600 USD	Tutor

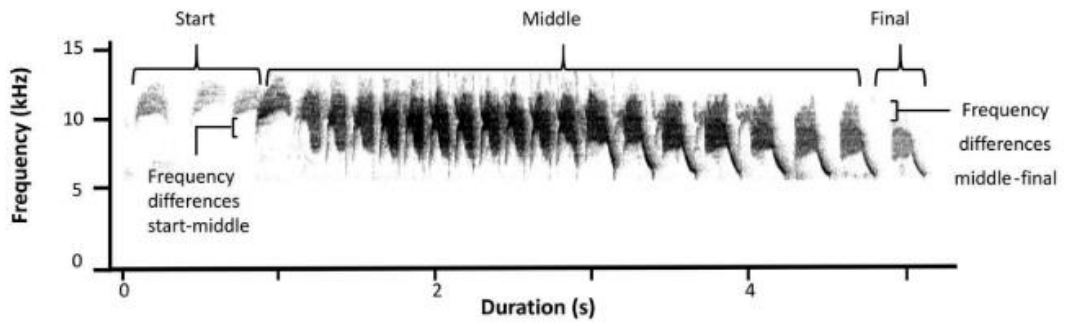


Fig.1 Una grabación de dueto típica de *M. leucotis* representando la mejor proporción energía vs. ruido sin solapamiento (Méndez & Sandoval, 2019)

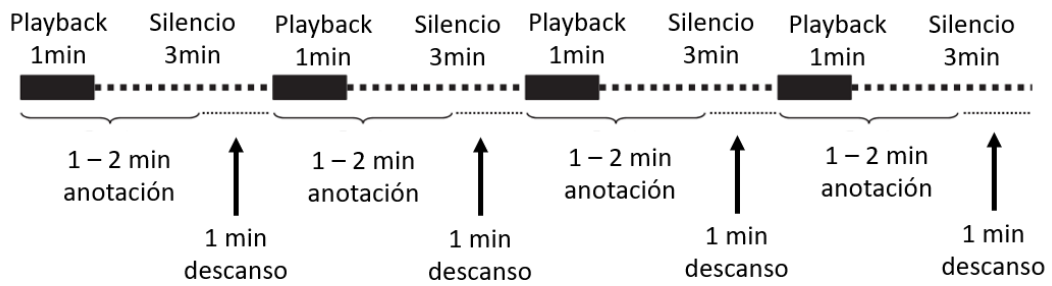


Fig.2 Experimento de playback con sus estímulos y tiempo