



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

**VOCALIZACIONES DE MACHOS Y HEMBRAS EN
Icterus pustulatus DURANTE LA ÉPOCA
REPRODUCTIVA Y POST REPRODUCTIVA EN LA
SIERRA DE HUAUTLA, MORELOS.**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE :

B I Ó L O G A

P R E S E N T A :

LAILA YUNES JIMÉNEZ

**TUTORA: DRA. MARÍA MARCELA OSORIO BERISTAIN
COTUTOR: DR. TROY GANEM MURPHY**

2008





Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



FACULTAD DE CIENCIAS
Secretaría General
División de Estudios Profesionales

Votos Aprobatorios

Act. Mauricio Aguilar González
Jefe de la División de Estudios Profesionales
Facultad de Ciencias
Presente

Por este medio hacemos de su conocimiento que hemos revisado el trabajo escrito titulado:

Vocalizaciones de machos y hembras en Icterus pustulatus durante la época reproductiva y post reproductiva en la Sierra de Huautla, Morelos

realizado por Yunes Jiménez Laila con número de cuenta 0-9934498-4 quien ha decidido titularse mediante la opción de tesis en la licenciatura en **Biología**. Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Propietario Dr. Adolfo Gerardo Navarro Sigüenza

Propietario Cotutor Dr. Troy Ganem Murphy

Propietario Tutora Dra. María Marcela Osorio Beristain

Suplente Dr. Ariel Alejandro Ríos Chelén

Suplente M. en C. José Roberto Sosa López

FACULTAD DE CIENCIAS

Atentamente,

“POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU ”

Ciudad Universitaria, D. F., a 18 de abril de 2008

EL COORDINADOR DEL COMITÉ ACADÉMICO DE LA LICENCIATURA EN BIOLOGÍA

DR. ZENÓN CANO SANTANA



UNIDAD DE ENSEÑANZA DE BIOLOGÍA

Señor sinodal: antes de firmar este documento, solicite al estudiante que le muestre la versión digital de su trabajo y verifique que la misma incluya todas las observaciones y correcciones que usted hizo sobre el mismo.

Agradecimientos

Existen tantas personas a quienes agradezco mi historia y estar aquí, sin ellos no sería la misma, a todos y cada uno de ellos les agradezco este momento, ustedes saben a quienes me refiero.

A mi familia, principalmente a mis padres y a mi hermana; a mis padres por su incondicional apoyo y educación, sin ellos definitivamente esto sería imposible y a mi hermana por enseñarme la vida y apoyarme física y emocionalmente. A mi mamá, quien es una gran mujer, ejemplo a seguir y quien ha inculcado todo lo que soy. A todos ellos por demostrarme lo que es el amor incondicional.

A mis abuelos, tíos y primos que siempre han estado a mi lado, principalmente a Toño y Armando, quienes me inculcaron el amor hacia las aves desde pequeña y han sido parte de mi formación. A mi tía Beti y Ciciol por siempre estar conmigo.

A todos mis amigos quienes definitivamente han marcado la diferencia en mi vida, a todos los que estuvieron, están y han formado parte de mi historia. A los de toda la vida, a los de la secu, de la prepa, de la facultad, de misiones, del CELE y de la vida. A todos los que molesté y amablemente me ayudaron a que esta tesis fuera posible.

A mis hermanitos Tote, Karlita, Eugenio, Andrea, Hernán y Mago, quienes me han enseñado que la hermandad no sólo es de sangre y a quienes admiro y quiero profundamente.

A Marquito, por ser el sol que ilumina mi sendero.

A mis incondicionales Christian, Tania, Miryam, Angelita, Diego, Day, Petra, Laura, Lore, Ile, Lynna, Abiga, Marcovich, Nadia, Nata, Marianita e Imelda por soportarme en las buenas y en las malas y estar a mi lado. A la gran bandota Jenny, Carlitos, Meme, Daniel, Anuar, Mel, Mariana, Abril, Pato, Haku, Irene, Paquito, Bere, Polo, Pily, Darío, Sra. Goma, Claus, Fer, Sara, Saraí, Hob, Pozo, Ro, Mich, Ale, Tony, Italia, Zoe, Leo, Javier, Jess, Liz, Astrid, Yomí, Aishshah, Alida, Zaraphe, Amira, Raquel, Chucho Carachusca, Serch, Daní, Esteban, Linda y a todos aquellos que saben que están en lo más profundo de mi corazón y han estado en todo mi trayecto.

A Peter y Sam por sorprenderme con su infinita y hermosa gama de cantos, impregnarme de alegría e introducirme a este maravilloso mundo de los cantos.

A Adolfo, por ser mi papá ornitólogo, ya que gracias a él estoy aquí, con esta tesis y mi formación profesional. A Chelén y Mampito por instruirme en el maravilloso mundo de los cantos y ser tan pacientes conmigo. A Fanny por permitirme estar cerca de las aves desde mis inicios.

A Troy y su familia, quien no sólo ha asesorado mi tesis sino formado mi vida profesional y personal. A Marcela por su apoyo. A Jordan Price, quien ha sido mi maestro.

A la UNAM, mi facultad y todos los maestros que han sido parte fundamental de mi formación, especialmente a Judith Márquez, Aldi de Oryazabal, Aquiles, Luis Medrano, Luis Felipe Jiménez, entre otros.

A la banda pajaróloga, quienes me han instruido en este maravilloso mundo de las aves, especialmente al Chente, Hernán, Mampo, Marco, Anuar, Daní, Rubén y Mau.

A todos los asistentes de campo: Andrea, Becky, Lynna, Jenelle, Diego y Rachel. Agradezco infinitamente a Becky por ser mi maestra pero sobre todo una gran amiga, a Andrea, una de las mejores personas que conozco, a Lynnita que tanto admiro y a Díez que tanto me conoce.

A Misiones Servandus y su inigualable gente, grandes amigos que tengo. A la gente de las comunidades quienes han compartido parte de su ser y donde se quedó parte de mi corazón.

A la banda del cele, del Universum y a la banda Repro, a mis amigos internacionales. A Edgar por darle vida y luz a mi calandria.

A la gente de Huautla, especialmente doña Mica, Mary y su familia, doña Artura, Mary y don Venado y a Vicky y su familia. A las calandrias que han cambiado mi vida.

A las aves, la naturaleza, la madre tierra y Dios.

*A mis padres
A mi hermana*



*Amo el canto del centzontle
Pájaro de cuatrocientas voces
Amo el color del jade
Y el enervante perfume de las flores
Pero amo más a mi hermano, el hombre*

Nezahualcóyotl

*En una jaula de oro
Pendiente de un balcón
Se hallaba una calandria
Cantando su dolor...*

María José Quintanilla

*"The Hearth has music for those who listen"
William Shakespeare*

*Canta, canta passarinho, canta, canta miudinho
Na palma da minha mão
Quero ver você voando, quero ouvir você cantando
Quero paz no coração
Quero ver você voando, quero ouvir você cantando
Na palma da minha mão.
Geraldo Azevedo*

CONTENIDO

ÍNDICE DE FIGURAS

ÍNDICE DE TABLAS

RESUMEN

ABSTRACT

INTRODUCCIÓN

Diferencias en cantos de machos y hembras

Cantos en hembras

Defensa del territorio y de los recursos

Atracción y defensa de la pareja

Coordinación de las actividades reproductivas

Control neuroendócrino del canto

Icterus pustulatus

JUSTIFICACIÓN

OBJETIVOS

MÉTODOS

Área de estudio y captura de especímenes

Registro de las vocalizaciones

Digitalización y obtención de espectogramas

Descripción de las vocalizaciones

Análisis y comparación de las tasas de vocalizaciones

Análisis de los componentes del canto

Análisis estadísticos de los componentes del canto

RESULTADOS

Tamaño de muestra (N)

Descripción de las vocalizaciones

Comparación de las tasas de las vocalizaciones

Comparación de los componentes del canto

DISCUSIÓN

Vocalizaciones de machos y hembras en *Icterus pustulatus*

Cantos exclusivos en hembras

Implicaciones a futuro

CONCLUSIONES

REFERENCIAS

Palabras clave: *Icterus pustulatus*, vocalizaciones, canto exclusivo de hembras, espectrograma, Sierra de Huautla, especies tropicales y especies templadas.

ÍNDICE DE FIGURAS

Fig. 1. Distribución en México de *Icterus pustulatus*

Fig. 2. Vocalizaciones encontradas en *Icterus pustulatus*: llamados (chit, miao y chatter) y canto de macho y hembra

Fig. 3. Espectograma representando a los componentes de un canto en general: notas o elementos, sílabas y frases

Fig. 4. Gráficas de la comparación de tasas de las vocalizaciones por minuto para machos y hembras durante la época reproductiva y post reproductiva, representando promedio, desviación estándar y error estándar

Fig. 5. Gráficas de la comparación de los componentes del canto en machos y hembras durante la época reproductiva y post reproductiva, representando promedio, desviación estándar y error estándar

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Comparación de los patrones conductuales de especies de zonas templadas y especies de zonas tropicales

Tabla 2. ¿Cuándo y por qué cantan las hembras?

Tabla 3. Ejemplos de especies de hembras que cantan y su función

Tabla 4. Análisis de las tasas de vocalizaciones comparando entre sexos y entre los distintos periodos de registro, usando U. de Mann-Whitney y Wilcoxon

Tabla 5. Análisis de los componentes del canto entre machos y hembras

RESUMEN

Las aves donde ambos sexos producen cantos complejos son más comunes en los trópicos que en las zonas templadas, donde sólo los machos cantan. Sin embargo, sorprendentemente poco se sabe acerca de las características y función del canto en las hembras de la mayoría de las especies tropicales. En el presente estudio se realizó una descripción y comparación de las tasas de las vocalizaciones y de los componentes del canto durante la época reproductiva (defensa del territorio y construcción del nido) y post reproductiva, de machos y hembras en el Bolsero Dorsirrayado o Calandria (*Icterus pustulatus*), un ave tropical en la cual ambos sexos vocalizan por medio de cantos y llamados. Las hembras cantaron con una mayor frecuencia en la época reproductiva y produjeron cantos en general con una complejidad acústica similar a la de los machos. Las tasas de cantos de ambos sexos fueron mayores durante la época reproductiva en comparación a la post reproductiva. No hubo ninguna diferencia significativa en las tasas de las demás vocalizaciones. Para nuestro conocimiento, éste es el primer reporte de especies donde las hembras cantan regularmente con tasas más altas que los machos, un fenómeno que aún no ha sido bien estudiado y por lo tanto, poco comprendido.

ABSTRACT

Bird species in which both sexes produce complex songs are more common in the tropics than in the northern latitudes, where only males sing. However, surprisingly little is known about female song components and its function. The motivation behind this study is to describe the Streak-backed Oriole song (*Icterus pustulatus*), a tropical bird where both sexes sing. We compared the use of vocalizations by males and females in two extremely different stages of their annual cycle (breeding and non-breeding). Unexpectedly, females sang more frequently during breeding season than males and the

acoustic pattern of female songs were very similar to those songs produced by males. Song rates of both sexes were higher during breeding season than during the non-breeding season. The rates of the other kind of vocalizations did not change through different periods. To our knowledge, this is the first detailed report on species where females sing more than males, a poorly studied and understood phenomenon.

INTRODUCCIÓN

¿Por qué estudiar el canto de machos y hembras en especies de aves tropicales? El canto de las hembras ha sido menos estudiado que el canto de los machos ya que es relativamente raro y mucho menos complejo en las especies de zonas templadas. Sin embargo, en la mayoría de las especies tropicales, ambos sexos cantan ya que tienen que defender sus recursos vigorosamente a lo largo del año (ver Tabla 1) (Hobson y Sealy 1990, Levin 1996, Riebel 2003). El canto facilita la adquisición de una nueva pareja mientras minimiza el riesgo de perder el territorio (Stutchbury y Morton 2001). Consecuentemente, ambos sexos producen cantos complejos en los trópicos (Price et al. 2008).

La mayoría de las especies de aves tropicales son monocromáticas (coloración similar en machos y hembras) y ambos sexos defienden territorio y buscan pareja durante todo el año por medio de cantos (ver Tabla 1. Kroodsma y Miller 1996, Stutchbury y Morton 2001). Una de las especies que presenta estas características es la Calandria o Bolsero Dorsirrayado, *Icterus pustulatus* (Aves: Icteridae). Estos patrones morfológicos y conductuales hacen de esta especie un taxón interesante para la descripción de sus vocalizaciones y la comparación de ciertos componentes del canto de machos y hembras durante la época reproductiva y post reproductiva.

Las vocalizaciones de las aves se dividen en llamados y cantos: los llamados están compuestos por una sola nota, son cortos y tienen un patrón de frecuencia simple, producidos por machos y hembras durante todo el año e implicados en contextos específicos, como alarma contra depredadores, anuncio e intercambio de alimentos, súplica de alimento de los polluelos hacia los padres, mantenimiento de la proximidad social y composición e integración del grupo (Langmore 1998, Marler 2004). Los cantos por otro lado, son vocalizaciones largas y complejas acústicamente, compuestos

por una variedad de notas y sílabas y producidos principalmente por machos durante la época reproductiva (Beletsky 1982, Catchpole y Slater 1995, Langmore 1998, Marler 2004). Desempeñan: (a) funciones intrasexuales; interacciones entre individuos del mismo sexo para la defensa de los recursos, establecimiento y defensa del territorio, defensa de la pareja y disminución de la cantidad de contiendas, y (b) funciones intersexuales; entre individuos del sexo opuesto para la atracción de pareja (Stutchbury y Morton 2001, Ballentine et al. 2003).

TABLA 1. Comparación de los patrones conductuales de especies de zonas templadas y especies de zonas tropicales.

	Zonas templadas	Zonas tropicales	Referencias
Época reproductiva	Periodo corto de tiempo, generalmente de mayo a julio.	De dos a tres veces mayor que en especies de zonas templadas, varía en tiempo entre especies durante el transcurso del año.	Kroodsma y Millar 1996, Stutchbury y Morton 2001, Slater y Mann 2004.
Formación de parejas	Sólo en la época reproductiva.	A lo largo del año.	Kroodsma y Miller 1996.
Defensa del territorio	Únicamente durante la época reproductiva. Exclusivo de machos.	A lo largo del año por ambos sexos. Suministro de alimentos más constante y predecible, las parejas no tienen que migrar en búsqueda de alimentos en periodos donde no se están reproduciendo.	Catchpole y Slater 1995, Stutchbury y Morton 2001, Rusell et al. 2004, Fedy y Stutchbury 2005.
Aspectos reproductivos	Machos defienden y establecen pareja	Machos participan en la construcción del nido,	Kroodsma y Miller 1996.

	y territorio y cantan; hembras construyen el nido e incuban.	incubación de los huevos y en el cuidado de las crías al igual que las hembras. Resultado de la convergencia del rol de los sexos.	
Producción del canto	Únicamente durante la época reproductiva, principalmente en machos.	A lo largo del año, por machos y hembras.	Kroodsma y Miller 1996, Stutchbury y Morton 2001, Rusell et al. 2004, Fedy y Stutchbury 2005

Diferencias en cantos de machos y hembras

Estudios con cantos de aves han ayudado a la interpretación de estrategias reproductivas de machos y hembras; los machos han sido descritos por ser el sexo competitivo y por lo tanto, los que despliegan conductas de cantos para atraer pareja y defender territorio (McDonald 1989, Levin 1996) y las hembras son el sexo que elige pareja (Langmore 2000, Riebel 2003). Mientras que los machos compiten por su pareja para aumentar las probabilidades de reproducirse y dejar descendencia, las hembras compiten por los machos para asegurar el cuidado parental de las crías. Este tipo de competencia es la causa de la agresión directa entre hembras rivales y la competencia indirecta (cantando) para atraer parejas (Langmore 2000).

Cantos en hembras

Por mucho tiempo se ha creído que la mayoría de las hembras no cantan y si lo hacen se debe a un desbalance hormonal (Baptista 1993). No obstante, el canto en las hembras puede ser la regla y no la excepción en los ambientes tropicales (Baptista 1993, Morton

1996). Se han reportado cantos de hembras en por lo menos 40 especies de aves tropicales pero seguramente el número de especies es mucho mayor (Collins 2004). Morton (1996) y Langmore (1998) propusieron que “en los trópicos las hembras de diversas especies son cantoras constantes y prolíficas” pero aún no se conoce con certeza la función, la frecuencia y los componentes de la producción del canto en las hembras (Kroodsma et al. 1996, Price et al. 2008). El canto en hembras ha sido descrito por ser menos complejo que el de los machos, sin embargo, existe evidencia de algunas especies donde los parámetros del canto entre sexos se traslapan y las hembras cantan con la misma complejidad con la que lo hacen los machos (Garamszegi et al. 2007).

El canto de las hembras, al igual que el canto de los machos, posiblemente ha evolucionado a través de la selección sexual en la competencia por pareja y a través de la selección natural, en la competencia por los recursos y en la coordinación de actividades de grupos familiares (Langmore 1998, Garamszegi et al. 2007).

Se considera que la función principal del canto en las hembras es repeler a otras hembras (Langmore 1998), pero también es fundamental para la defensa de la pareja, manteniendo contacto con ésta y en la coordinación de actividades reproductivas (Mann et al. 2003, Garamszegi et al. 2007), como el mantenimiento del grupo familiar durante el cuidado de las crías y periodos de agresión (Hobson y Sealy 1990), la solicitud de cópulas (Garamszegi et al. 2007), así como en especies que defienden territorios a lo largo del año, en especies poligínicas (un macho con varias hembras) y poliándricas (una hembra con varios machos) y en especies que presentan parasitismo interespecífico del nido durante todo el año, es decir, cuando las hembras parasitan a un coespecífico depositando sus huevos en su nido haciéndole creer que son sus huevos y por lo tanto, delegando el cuidado de las crías (ver Tabla 2. Langmore 2000).

Las hembras cantan solas (canto exclusivo de la hembra) o en duetos por casi las mismas razones que los machos. El canto exclusivo es un tema poco explorado, parte a causa de su escasez en las áreas templadas y parte debido a que la mayoría de las especies tropicales son sexualmente monomórficas y por lo tanto, no se puede distinguir a las hembras que cantan en el campo (Collins 2004, Price et al. 2008). Evidencia de diversas especies tropicales y de zonas templadas donde las hembras cantan regularmente sugiere que el canto exclusivo de las hembras puede desempeñar un papel importante en la comunicación (Price et al. 2008), principalmente con la pareja y con el grupo familiar (Langmore 1998, Collins 2004).

En la mayoría de las especies del género *Thryothorus* las hembras vocalizan con cantos complejos, como el Saltapared Vientre-barrado (*T. pleurostictus*) (Mennill y Vehrencamp 2005) y a veces con cantos aún más complejos que el de los machos, por ejemplo, el Saltapared de Carolina (*T. ludovicianus*) (Kroodsma 2005).

TABLA 2. ¿Cuándo y por qué cantan las hembras? adaptada de Langmore, 1998.

Función	Contexto	Tipo de canto
Defensa del territorio	(1) Alta densidad de poliginia que induce competencia por territorio de nido.	Canto exclusivo dirigido a otras hembras.
	(2) Las hembras tienen que defender su territorio solas cuando: a) los machos tienen cópulas extra-pareja. b) machos y hembras defienden a parte territorios de invierno. c) los machos las abandonan (en especies con territorialidad anual).	(a,b) canto exclusivo dirigido a machos y hembras. (c) canto exclusivo dirigido a hembras.
Defensa de la	1) Defensa directa contra hembras rivales.	Canto exclusivo dirigido a

pareja		hembras.
	2) Advertencia del estatus de su macho.	Dueto dirigido a hembras.
Atracción de pareja	1) Competencia de la hembra por el cuidado parental de múltiples machos.	Canto exclusivo hacia su macho.
	2) Después de perder pareja (en especies con defensa anual del territorio).	Canto exclusivo hacia su macho.
Coordinación de actividades reproductivas	1) Coordinación del cuidado biparental, especialmente cuando hay riesgo de depredación de sus polluelos.	Canto exclusivo hacia su pareja.
	2) Localización de los polluelos cuando el grupo familiar no permanece dentro del territorio.	Canto exclusivo hacia sus pollos.

Defensa del territorio y de los recursos

El que las hembras en especies tropicales canten se debe probablemente a que existe un alto nivel de competencia por espacio y pareja, por lo que tienen que defender vigorosamente su territorio contra hembras rivales a lo largo del año (Langmore 1998, Langmore 2000, Stutchbury y Morton 2001), tal vez a causa de que la mayoría de las especies son residentes permanentes (Kroodsma 2005). De esta manera, la defensa de la comida para ellas y sus polluelos durante un largo periodo de tiempo, quizá favorece la producción del canto con el mismo éxito que el canto en los machos (Langmore 1998, Langmore 2000, Stutchbury y Morton 2001). Las hembras cantan para defender sus recursos cuando hay una deficiencia en la defensa de éstos por el macho o cuando existe una escasez de territorios de reproducción (Langmore 2000). En una investigación de Nottebohm (1975) se sugirió que el canto de las hembras influye en la formación de las parejas y en la defensa del territorio (Ritchison 1986).

En las hembras del Cardenal Norteño (*Cardinalis cardinalis*) el canto ocurre en una fase particular del ciclo reproductivo, justo antes de la construcción del nido (Catchpole y Slater 1995). Sin embargo, el canto en las hembras es menos común y no tan repetitivo ni fuerte como el de los machos. A veces cantan con el macho formando duetos y cuando cantan solas lo hacen para defender el territorio contra otras hembras intrusas (Ritchison 1986, Kroodsma 2005, Van Perlo 2006).

Las hembras del Gorrión Coroniblanco (*Zonotrichia leucophrys*) cantan principalmente durante la época reproductiva pero también lo hacen en la época post reproductiva, cuando los juveniles comienzan a establecer territorios (Langmore 1998). Se ha observado que también cantan durante el otoño y el invierno con sus parejas para defender territorio (Baptista et al. 1993). Otras especies de gorriones donde las hembras cantan son el Gorrión Gorjiblanco (*Zonotrichia albicollis*) (Beletsky 1982) y el Gorrión Melódico (*Melospiza melodia*), que lo hacen durante la dispersión y la época de reclutamiento para defender su territorio (Arcese et al. 1988).

Atracción y defensa de la pareja

Se ha demostrado que las hembras cantan en sistemas polígnicos para atraer y defender a su pareja ya que existe una alta competencia entre hembras por el macho, a causa de que la poliginia produce grandes costos a las hembras en términos de una reducción del cuidado biparental (Langmore 2000, Collins 2004). En el Tordo Sargento (*Agelaius phoeniceus*), una de las especies de aves con mayor nivel de poliginia, las hembras presentaron un alto nivel de agresividad por medio de cantos (Langmore 2000, Collins 2004).

Las hembras del Paro Mayor (*Parus major*) comienzan a cantar después de perder a su pareja (Eens y Pinxten 1998). Drent en 1983 observó que cuando las

hembras habían conseguido otra pareja, el canto declinaba casi por completo. Estas observaciones sugieren que las hembras usan el canto para atraer una nueva pareja. En el Paro Azul (*Parus caeruleus*), las hembras también cantan para atraer a su pareja o a una nueva (Eens y Pinxten 1998). Las hembras del Zorzal (*Turdus merula*) comienzan a cantar después de haber perdido a su pareja y en los Canarios (*Serinus canaria*) se ha reportado que las hembras cantan frecuentemente si se aíslan de los machos (Eens y Pinxten 1998). En un estudio con el Acentor Alpino (*Prunella collaris*) se observó que las hembras cantan compitiendo con otras hembras para atraer pareja y obtener cópulas. Esta especie vive en grupos poliándricos (Langmore et al. 1996, Langmore 1998, Slater y Mann 2004).

Dentro de las posibles funciones del canto de las hembras se ha sugerido que en las Calandrias del Norte (*Icterus galbula*) el canto juega un papel muy importante en la defensa de la pareja (Beletsky 1982). Beletsky en 1983, reportó que el canto de las hembras del Tordo Sargento (*Agelaius phoeniceus*) cumple dos funciones: defensa del territorio y de la pareja (Ritchison 1986).

Coordinación de las actividades reproductivas

En varias especies de aves las hembras cantan para coordinar el cuidado de las crías. Machos y hembras cantan para coordinar el relevo del nido en los Picogrueros de cabeza negra (*Pheucticus melanocephalus*) y en los Boubous (*Laniarius funebris*); y para la alimentación de los polluelos en el Cardenal Norteño (*Cardinalis cardinalis*) (Langmore 1998). En los Picogrueros de cabeza negra (*Pheucticus melanocephalus*) el canto de la hembra tiene un papel importante dentro del vínculo familiar, para localizar a los polluelos y mantener la cohesión del grupo (Ritchison 1986, Langmore 1998). Ritchison (1986) sugirió que el intercambio de vocalizaciones de los padres a sus

polluelos es necesario cuando el grupo está fuera del territorio una vez que los juveniles han dejado el nido.

Control neuroendócrino del canto

Los niveles de andrógenos influyen en la activación del canto. Al igual que en los cantos de los machos, los cantos de las hembras de varias especies tienen receptores de testosterona en el núcleo del canto (Langmore 1998). Los andrógenos son los precursores de los estrógenos y probablemente alcanzan altos niveles en las hembras durante la época de construcción del nido, periodo donde generalmente las hembras cantan más. Además, los niveles de andrógenos también se elevan durante periodos de alta agresión entre rivales. Esto ocurre en los machos de los gorriones pero aún no ha sido comprobado en hembras (Langmore 1998). Un ejemplo donde se puede observar esto es en el Gorrión Coroniblanco (*Zonotrichia leucophrys*), donde las hembras cantan principalmente durante la época reproductiva, pero también cantan en la post reproductiva, durante periodos de conflicto con juveniles que intentan establecer un territorio (Langmore 1998).

TABLA 3. Ejemplos de especies de hembras que cantan y su función.

Especie	Contexto	Función	Cita
Gorrión Melódico (<i>Melospiza melodia</i>)	Dispersión y reclutamiento. Previo a la construcción del nido.	Defensa del territorio y competencia entre hembras por espacio reproductivo.	Baptista 1993, Langmore 2000.
Gorrión Coroniblanco	Otoño e invierno, época reproductiva y post	Defensa y establecimiento del	Baptista 1993.

<i>(Zonotrichia leucophrys)</i>	reproductiva.	territorio.	
Picogrueso de cabeza negra <i>(Pheucticus melanocephalus)</i>	Época reproductiva.	Vínculo familiar.	Ritchison 1986.
Cardenal Norteño <i>(Cardinalis cardinalis)</i>	Época reproductiva anterior a la construcción del nido.	Defensa del territorio y formación de duetos.	Ritchison 1986, Catchpole y Slater 1995, Kroodsma 2005.
Tordo Sargento <i>(Agelaius phoeniceus)</i>	Época reproductiva. Alto nivel de poliginia.	Defensa del territorio y pareja y atracción de pareja.	Ritchison 1986.
Paro Mayor (<i>Parus major</i>)	Después de perder a su pareja.	Atraer una nueva pareja.	Eens y Pinxten 1998.
Paro Azul (<i>Parus caeruleus</i>)	Época reproductiva.	Atraer pareja.	Eens y Pinxten 1998.
Zorzal (<i>Turdus merula</i>)	Después de perder a su pareja.	Atraer pareja.	Eens y Pinxten 1998.
Canario (<i>Serinus canaria</i>)	Aisladas de los machos.	Atraer pareja.	Eens y Pinxten 1998.
Calandria del Norte <i>(Icterus galbula)</i>	Época reproductiva.	Defensa de la pareja.	Ritchison 1986.
Petirrojo (<i>Erithacus rubecula</i>)	Otoño, época post reproductiva (machos y hembras en distintos territorios).	Defensa del territorio.	Langmore 2000.

<i>Malurus cyaneus</i> (ave australiana)	Durante todo el año.	Defensa y establecimiento del territorio.	Langmore 2000.
Cenzontle Norteño (<i>Mimus polyglottos</i>)	En ausencia del macho.	Defensa del territorio.	Langmore 2000.
Verdugo (<i>Lanius ludovicianus</i>)	En ausencia del macho.	Defensa del territorio.	Langmore 2000.
Camea (<i>Chamaea fasciata</i>)	En ausencia del macho.	Defensa del territorio.	Langmore 2000.
Acentor Alpino (<i>Prunella collaris</i>)	Grupos poliándricos.	Atraer pareja.	Langmore 1996.

Icterus pustulatus

Esta especie de Calandria o Bolsero Dorsirrayado se distribuye desde el noroeste de México hasta Costa Rica y su apariencia física varía mucho a través de su distribución (Fig. 1. Jaramillo y Burke 1999, Stiles y Skutch 2003). Las poblaciones de las subespecies del norte presentan dicromatismo sexual evidente (diferencias en la coloración de hembras y machos), mientras que las del sur presentan monocromatismo sexual (coloración del plumaje similar en ambos sexos al espectro visible del humano). A su vez, las especies del norte son migratorias mientras que las del sur son residentes (Badyaev y Hill 2003, Price et al. 2008). La población de calandrias del presente estudio es del sur pero presenta un dicromatismo sexual poco evidente, pues machos y hembras son muy similares, aunque a veces el macho presenta una coloración más brillante.



Fig. 1. Distribución en México de *Icterus pustulatus*. Tomada de Howell y Webb 2001.

Habitaban en selva baja caducifolia, en regiones áridas y semiáridas del país en bosques espinosos y matorrales secos, prefiriendo áreas de agricultura, con vegetación secundaria, áreas abiertas y perturbadas (Jaramillo y Burke 1999, Howell y Webb 2001). Viven en parejas durante la mayor parte del año y en grupos familiares después de la época de crianza (Stiles y Skutch 2003). Forrajean en parejas o en grupos que pueden llegar a ser muy numerosos (Jaramillo y Burke 1999). Varias parejas pueden anidar en un mismo árbol (2 a 7 aproximadamente). El tamaño del territorio es irregular debido a que el área del territorio del nido es muy pequeña y cercana a la de los vecinos, casi llegándose a superlapar. En un estudio de Murphy (datos no publicados) se encontró que cuando hay varios nidos en el mismo árbol (2 a 7 en promedio), los territorios del nido son divididos en triángulos (como rebanadas de pastel) y se expanden hacia fuera del árbol.

Se alimentan de insectos, frutos, hojas, semillas y néctar de las flores. Son monógamos sociales y presentan cuidado biparental. La hembra construye el nido en la copa de los árboles en aproximadamente un mes, éste llega a alcanzar una longitud de 70 cms. como máximo, dependiendo del tipo de hojas. Utilizan pastos y hojas suaves para la base del nido (como formando una camita). Las hembras incuban entre 3 y 4 huevos blancos o azulados pálidos de 12 a 14 días (Jaramillo y Burke 1999, Stiles y Skutch 2003). Machos y hembras participan en el cuidado de las crías y los polluelos abandonan el nido a las 2 semanas aproximadamente. Comúnmente los nidos son parasitados por el pájaro Vaquero Ojirrojo (*Molothrus aeneus*: Icteridae. Jaramillo y Burke 1999).

Ambos sexos vocalizan por medio de cantos y llamados y las parejas defienden territorios a lo largo del año (Jaramillo y Burke 1999). Los machos no cantan muy seguido, pero lo hacen junto al nido. Las hembras también cantan, pero sus cantos son menos frecuentes y complejos que los de los machos (Jaramillo y Burke 1999).

JUSTIFICACIÓN

Debido a que la conducta y descripción del canto de las hembras es un tema poco explorado y tomando en cuenta que en *Icterus pustulatus* ambos sexos vocalizan por medio de cantos y llamados y defienden territorios a lo largo del año, ésta es una especie interesante para describir y analizar las diferencias de producción de vocalizaciones en machos y hembras en dos épocas contrastantes del año: reproductiva y post reproductiva. Esto aunado a que no existe una descripción formal en la literatura del canto de esta especie.

OBJETIVOS

1. Describir las vocalizaciones de machos y hembras de *Icterus pustulatus* en la Sierra de Huautla, Morelos durante la épocas reproductiva (defensa de territorio y construcción de nido) y post reproductiva (cuando las crías abandonan el nido).
2. Comparar y analizar las tasas de vocalizaciones y los componentes del canto entre sexos y entre los distintos periodos de registro.

MÉTODOS

Área de estudio y captura de especímenes

El trabajo de campo fue realizado a lo largo del Río Juchitlán, cerca del poblado de Huautla, en la Sierra de Huautla (REBIOSH, Reserva de la Biósfera Sierra de Huautla), al sur del estado de Morelos ($18^{\circ}26' N$, $99^{\circ}00' W$). El sitio de estudio es un área abierta con vegetación secundaria y remanentes de selva baja caducifolia (Trejo y Dirzo 2000) y con una alta densidad poblacional de calandrias (25 a 30 parejas aproximadamente en 0.5 km alrededor del corredor ripario). Esta región presenta una pronunciada época seca que abarca de enero a abril y una larga época de lluvias, de mayo a diciembre. Con el comienzo de la época de lluvias, los árboles se cubren rápidamente de hojas (Bullock y Solís-Magallanes 1990) y ocurre un dramático incremento en la disponibilidad de artrópodos, alimento indispensable de las calandrias (Toledo et al. 2002).

Por medio de redes de niebla y con la ayuda de playbacks de vocalizaciones de calandrias, se capturaron y marcaron con anillos de color y metálicos numerados en los tarsos a 200 calandrias adultas de la población de *Icterus pustulatus*, cada una con una combinación única de colores. El sexo de cada ave fue determinado basándose en la coloración del plumaje de la parte inferior de la cola, ya que los machos presentan una coloración notablemente más oscura que las hembras (Howell y Webb 2001). Sin embargo, para tener una certeza más confiable del sexo de cada calandria, se tomaron muestras de sangre de cada individuo y se analizaron por medio de técnicas estandarizadas de determinación de sexo en el laboratorio. Esto fue parte de un estudio de Murphy (datos no publicados) acerca de la territorialidad y los caracteres morfológicos del color de las calandrias. Los resultados de los análisis genéticos confirmaron al 100% la determinación del sexo basada en la coloración del plumaje

($n=80$. Price et al. 2008). De esta manera se realizó un listado con la combinación de cada individuo especificando el sexo y así, por medio de la indentificación de los anillos, pudiera identificarse en el campo cada calandria y de esta manera evitar confundir machos con hembras durante la grabación.

Registro de las vocalizaciones

Se hicieron grabaciones de las vocalizaciones de las aves anilladas durante dos épocas contrastantes del ciclo anual de las calandrias en el 2006: en la reproductiva, que abarca exclusivamente la construcción del nido y la defensa del territorio (del 11 de mayo al 1 de junio); y en la post reproductiva, después de que las crías abandonaron el nido (del 4 al 28 de agosto). Para confirmar que la época reproductiva no abarcara más contextos reproductivos como la incubación y la alimentación de los polluelos, se detuvo la grabación cuando las hembras concluyeron su nido, evitando de esta manera grabarlas durante la incubación.

Se eligió un horario de grabación de 6:50 a 11:30 a.m. ya que además de que un estudio piloto en nuestra población indicó una mayor actividad del canto en este horario, se ha encontrado en diversos estudios que existe un pico de actividad del canto durante la mañana, especialmente al amanecer (Catchpole y Slater 1995), siendo más común durante la época reproductiva (Kessler y Milne 1982). El modelo de Henwood y Fabrik (1979) explica que esto se debe a que las condiciones microclimáticas del amanecer son más favorables para la transmisión del canto, ya que no hay tanto viento ni turbulencia (Catchpole y Slater 1995). Otra posible razón por la cual las aves reducen la tasa del canto después del amanecer es que aumenta la actividad de alimentación conforme va avanzando el día (Stutchbury y Morton 2001). En este horario se grabaron ambos sexos alternadamente (un día machos y un día hembras y así sucesivamente) en

un periodo de 20 días, siguiendo un transecto de aproximadamente 800 x 400 m alrededor del río Juchitlán. El orden para seguir el transecto se cambió diaria y aleatoriamente (Byers 2006) para de esta manera obtener las mismas probabilidades de encontrar y por lo tanto, grabar a diferentes individuos a lo largo del estudio y tener una muestra más amplia y representativa de la población.

Para las grabaciones se localizó e identificó a cada individuo focal usando el listado de calandrias de la población y un telescopio Nikon de 15x60. Cada individuo focal se grabó por un periodo máximo de 10 minutos al día. En las ocasiones cuando el individuo focal fue perdido de vista, las grabaciones fueron detenidas y posteriormente se intentaron seguir sin exceder los 10 min. (promedio \pm desviación estándar de cada grabación = 8.3 ± 0.2 min.). Al concluir la grabación se continuó con el transecto para llegar al territorio vecino y grabar al siguiente individuo focal por otros 10 mins. y así sucesivamente, hasta terminar con el transecto o concluir a las 11:30 a.m. (Byers 2006). Por lo tanto, en cada periodo se grabó al mayor número de machos y hembras posible durante 20 días (10 de cada sexo). Como tiempo máximo de grabación de cada calandria se estandarizaron 30 minutos en cada época, es decir, una vez que se obtuvieron 30 minutos de grabación de un individuo, se evitó seguir grabándolo.

Las grabaciones se hicieron utilizando un micrófono omni-direccional Sennheiser modelo ME62 (con un suministro de fuerza de 6K módulos de potencia), una grabadora digital Marantz modelo PMD670, una parábola Telinga y unos audífonos AKG acoustics modelo K 271 MK II. Las grabaciones se realizaron con una tasa de muestreo de 48 kHz y con un intervalo dinámico de 16 bits y se almacenaron en un formato WAV. Los problemas causados por los ruidos ambientales en donde se realizaron las grabaciones afectaron a todas por igual, ya que se realizaron bajo las mismas condiciones. Cabe destacar que sólo se incluyeron grabaciones donde los

espectogramas aparentaran no estar distorsionados y además, se anexaron grabaciones de diferentes días, horarios y territorios. Para obtener un nivel de amplitud equivalente en todas las grabaciones, se intentó guardar una distancia similar de 5 a 15 metros hacia el individuo focal mientras se grababa.

Digitalización y obtención de espectogramas

Las grabaciones se transfirieron de la grabadora a una computadora con la ayuda de un puerto USB y se archivaron con la combinación única del individuo focal y la fecha. Del total de grabaciones de cada individuo se escogieron 10 cantos al azar, aunque en la mayoría de los individuos se obtuvieron menos de 10 cantos (promedio más desviación estándar= 7.0 ± 0.6 cantos en hembras y 4.7 ± 0.8 cantos en machos) y se digitalizaron, tomando en cuenta que las grabaciones tuvieran poca distorsión por el ruido ambiental y que las notas fueran claramente distinguibles, para así poder tener un análisis detallado de las vocalizaciones en una computadora PC.

Finalmente, se obtuvieron los espectogramas de cada una de las vocalizaciones con el programa Raven Lite 1.0 (Bioacustics Research Program, Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, NY, USA) con una frecuencia de resolución de 135 Hz y un tiempo de resolución de 10.7 mseg. para realizar las mediciones y obtener datos descriptivos de éstas como número de notas, duración (tiempo) y rango de frecuencia (kHz) de cada vocalización.

Descripción de las vocalizaciones

Con base a patrones acústicos consistentes visuales en los espectogramas, se describieron las vocalizaciones encontradas en *Icterus pustulatus*, dividiéndolas en 4 categorías (ver Fig. 2):

1. Llamados: compuestos por una sola nota o más de dos notas iguales:
 - a) Chits: notas simples, con intervalos de tiempo mayores a 0.5 segundos entre nota y nota. Estas notas fueron similares en estructura a las notas encontradas en los cantos, pero claramente distinguidas de éste por ser producidas solas.
 - b) Miaus: notas largas con más de 200 milisegundos de duración, de frecuencia baja y con armónicos, producidos típicamente solos.
 - c) Chatters: compuestos por más de dos notas iguales. Consisten en sonidos ásperos y cortos, menores a los 50 milisegundos y producidos en una sucesión rápida.
2. Cantos: compuestos por más de dos notas diferentes (incluyendo una mezcla de notas encontradas en chits, miaus y chatters) con intervalos mayores a 0.5 segundos entre nota y nota. Estas vocalizaciones son estereotipadas y semejantes a los cantos descritos de otras especies de calandrias (Price et al. 2008).

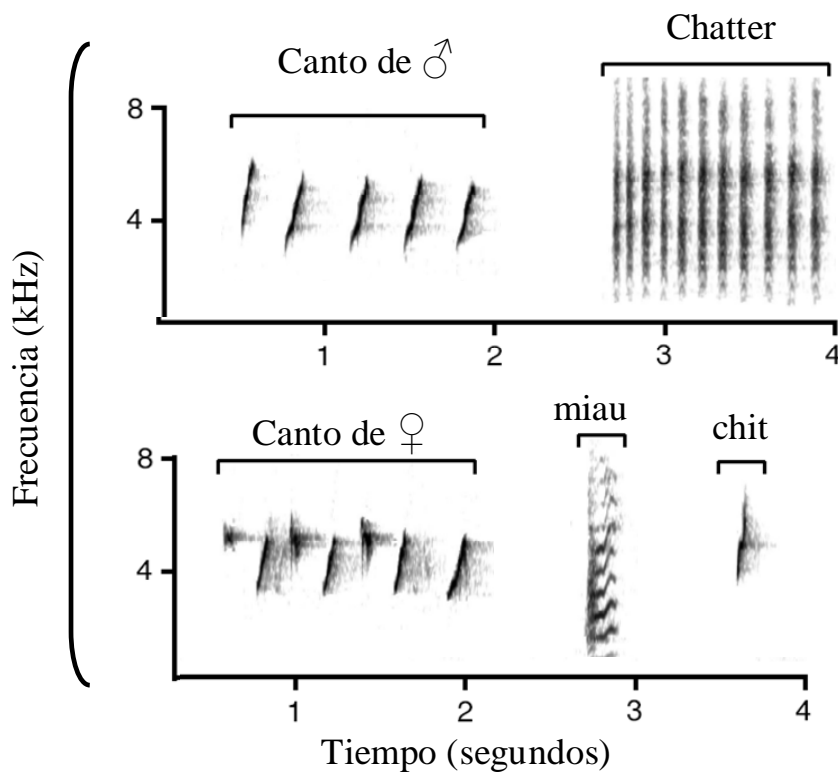


Fig. 2. Vocalizaciones encontradas en *Icterus pustulatus*: llamados (chit, miao y chatter) y canto de macho y hembra.

Llamados con características similares al chit, miao y chatter han sido descritos en otras especies de calandrias (Miller 1931, Beletsky 1982, Jaramillo y Burke 1999, Howell y Webb 2000). Estos 4 tipos de vocalizaciones fueron encontradas en machos y hembras, siendo similares entre individuos y fácilmente distinguibles visualmente una de otra por medio de espectogramas.

Análisis y comparación de las tasas de vocalizaciones

Para analizar las tasas de vocalizaciones entre machos y hembras y entre los distintos periodos de registro se dividieron en:

1. Número de cantos/tiempo.
2. Número de llamados (chits, miaus y chatters)/ tiempo.

Para el análisis y comparación de las tasas de las vocalizaciones en machos y hembras durante ambas épocas, se utilizó la prueba no paramétrica de U de Mann-Whitney con el programa Statistica 6.0 para windows XP. Esta prueba compara muestras independientes de dos grupos, es decir, machos contra hembras y época reproductiva contra época post reproductiva en cada sexo. Es la alternativa no paramétrica a la comparación de dos promedios independientes a través de la T de Student (Gómez-Gómez et al. 2003). Para decidir qué tipo de prueba estadística era la más adecuada, se hizo un análisis de la distribución de los datos y se observó que la mayoría de éstos no se distribuían de manera normal, por lo que se optó por el análisis por medio de pruebas no paramétricas. Otra cosa que confirmó esto es que el tamaño de muestra fue menor a 30 individuos, característica indispensable de las pruebas paramétricas (Gómez-Gómez

et al. 2003). En esta prueba no se tomaron en cuenta a los individuos repetidos en ambos periodos, es decir, a los 7 machos y a las 7 hembras.

Debido a que durante la época reproductiva y la post reproductiva pudieron grabarse a los mismos 7 machos y 7 hembras, se aplicó un análisis de pruebas no paramétricas de Wilcoxon, que compara medidas repetidas en dos periodos, es decir, dos muestras dependientes (dos variables relacionadas): el mismo individuo durante la época reproductiva y post reproductiva. La alternativa paramétrica de esta prueba es la T de Student pareada. Para la prueba de Wilcoxon se requiere que la variable sea continua y que sean observaciones pareadas, es decir, que sean sujetos de una misma muestra, con medidas pre y post prueba y que los datos sean de una muestra seleccionada al azar. Tal es el caso de la variación en las tasas de las vocalizaciones de un individuo en los diferentes periodos de registro: reproductivo y post reproductivo (Gómez-Gómez et al. 2003).

Análisis de los componentes del canto

Con el programa Raven Lite 1.0 se analizaron los componentes del canto por medio de espectogramas. Cada canto consiste en un número de secciones distintas, denominadas frases y cada frase está conformada por una serie de unidades que ocurren juntas en un patrón determinado. Las unidades de las frases son las sílabas, constituidas por bloques pequeños llamados elementos o notas, que son líneas continuas en un espectograma. A su vez, las frases, las sílabas y las notas pueden definirse por el tiempo del intervalo que separa a cada uno; así, los intervalos entre frases son los mayores y los demás van en decremento, siendo el intervalo entre notas el menor (ver Fig. 3. Catchpole y Slater 1995).

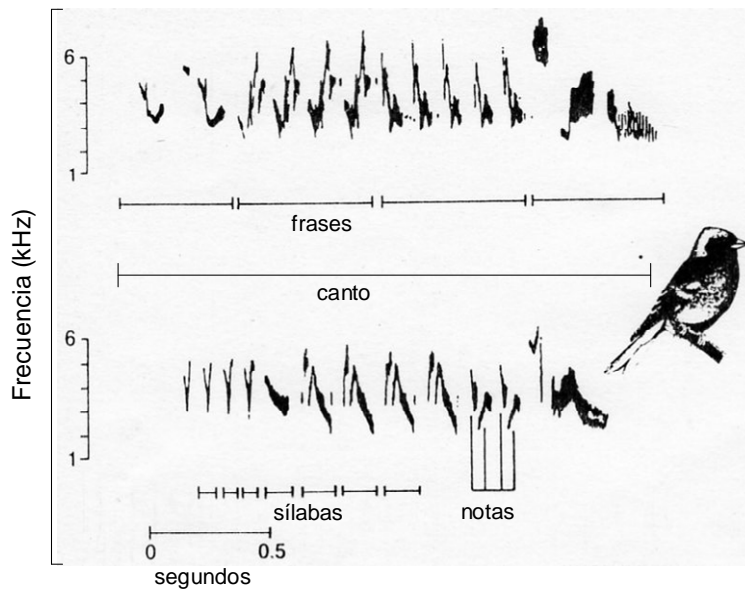


Fig. 3. Espectrograma representando a los componentes de un canto en general: notas o elementos, sílabas y frases. Adaptado de Catchpole y Slater 1995.

Para analizar los componentes del canto se dividieron en:

1. Número de notas.
2. Duración del canto (tiempo): intervalo entre el comienzo de la primer nota y el final de la última.
3. Rango de frecuencia del canto (kHz): diferencia entre la mayor y menor frecuencia en el canto.
4. Tipo de notas: notas con idénticas medidas acústicas (duración, frecuencia, etc). Aquellas notas que se clasificaron dentro del mismo tipo eran similares y claramente distinguibles de otro tipo de notas en cada canto.
5. Diversidad de notas (número de tipo de notas/ número de notas totales en cada canto).

Análisis estadísticos de los componentes del canto

Se usaron pruebas no paramétricas de U de Mann-Whitney para poder hacer un análisis y comparación de las diferentes variables registradas en los componentes del canto de machos y hembras en ambos periodos. Se analizaron 10 cantos para calcular las medidas de cada aspecto del canto en cada individuo. A causa de que las calandrias cantaron relativamente poco durante la época post reproductiva en agosto (ver más adelante), se obtuvieron menos grabaciones de cantos para el posterior análisis de sus componentes (4 cantos de machos y 32 cantos exclusivos de hembras), en comparación con la época reproductiva en mayo (80 cantos de machos y 186 cantos exclusivos de hembras). En consecuencia, se combinaron las grabaciones de las dos épocas para comparar los componentes del canto en machos ($n= 18$ individuos) y hembras ($n= 31$ individuos). Todas las pruebas estadísticas tienen una significancia de $P=0.05$ y fueron realizadas en el programa Statistica versión 6.0. Los resultados son presentados como promedios, error estándar y desviación estándar. No se tomaron en cuenta aquéllos individuos repetidos en ambos periodos.

Con la prueba no paramétrica de Wilcoxon se comparó cómo variaron los componentes del canto del mismo individuo durante la época reproductiva y post reproductiva (los mismos 7 machos y 7 hembras grabados en ambos periodos).

RESULTADOS

Tamaño de muestra (N)

Durante la época reproductiva, del 11 de mayo al 1 de junio del 2006 se obtuvo un total de grabaciones de 23 machos y 24 hembras. Cada sexo se grabó durante 10 días intercalados, por lo que en total se obtuvo un periodo de 20 días de grabación, pero 10 de cada sexo. En esta época, de las 24 hembras se pudieron obtener grabaciones de cantos de todas las aves, a diferencia de los machos, donde se obtuvo solamente grabaciones de cantos de 17 individuos.

Durante la época post reproductiva, del 4 al 28 de agosto, en 20 días de grabación (10 por sexo) se obtuvo un total de grabaciones de 13 machos y 12 hembras, a pesar de que se invirtió el mismo tiempo y esfuerzo. Esto indica que la actividad de las calandrias durante esta época fue menor. Se registraron 7 machos y 7 hembras que habían sido grabados en el primer periodo, es decir, coincidieron en ambas épocas. En esta época sólo se pudo obtener cantos de 7 hembras y de 3 machos.

Del total de machos y hembras que se grabaron (29 machos y 29 hembras, sumando un total de 58 individuos) la mayoría estaban en parejas (91% en la época reproductiva y 100% en la post reproductiva). En total se grabó un periodo de 7 hr 4' 4" en machos y 8 hr 51' 36" en hembras durante la época reproductiva y 3 hr 45' 48" en machos y 3 hr 47' 34" en hembras durante la época post reproductiva.

Descripción de las vocalizaciones

Machos y hembras produjeron los 4 tipos de vocalizaciones antes descritos en ambas épocas: reproductiva y post reproductiva (ver Fig. 2). Los cantos de ambos sexos duran entre 0.5 y 2 segundos y contienen de 3 a 7 notas con frecuencias entre 2 y 6 kHz (ver

Fig. 2). Los cantos incluyen 2 o más tipos de notas y ocasionalmente incluyen notas similares a los llamados. Las calandrias produjeron esporádicamente cantos siguiendo el canto de su pareja o de algún vecino. Sin embargo, esas vocalizaciones nunca formaron parte de un dueto coordinado como se ha observado en otras especies de calandrias tropicales (Jaramillo y Burke 1999). Machos y hembras producían frecuentemente miaus en respuesta a los llamados de su pareja (observaciones en el campo), lo que sugiere que estas vocalizaciones tienen un rol importante en la comunicación intersexual.

Comparación de las tasas de las vocalizaciones

Durante la época reproductiva las hembras cantaron más que los machos ($U= 45.5$, $P= 0.001$. Fig. 4) y no hubo alguna diferencia significativa entre los llamados (chits, miaus y chatters) comparando machos y hembras, mientras que en la época post reproductiva no hubo ninguna diferencia significativa en las tasas de vocalizaciones entre ambos sexos (ver Tabla 4).

Comparando hembras contra hembras en las dos épocas, se encontró que cantaron más durante la época reproductiva que en la post reproductiva ($U= 9$, $P=0.009$, Fig. 4) y no hubo ninguna diferencia significativa en las tasas de los llamados (ver Tabla 4). Por otra parte, comparando machos contra machos en ambos periodos, se encontró el mismo patrón que en las hembras, ya que éstos cantaron más durante la época reproductiva ($U= 15$, $P=0.009$. Fig. 4) y no hubo diferencias significativas para los llamados (ver Tabla 4).

Por medio de análisis con pruebas pareadas se encontró que las hembras cantaron más durante la época reproductiva en comparación que la post reproductiva

($T=0$, $P=0.018$. Fig. 4), mientras que en los machos no se encontraron diferencias significativas en las tasas de las vocalizaciones (ver Tabla 4).

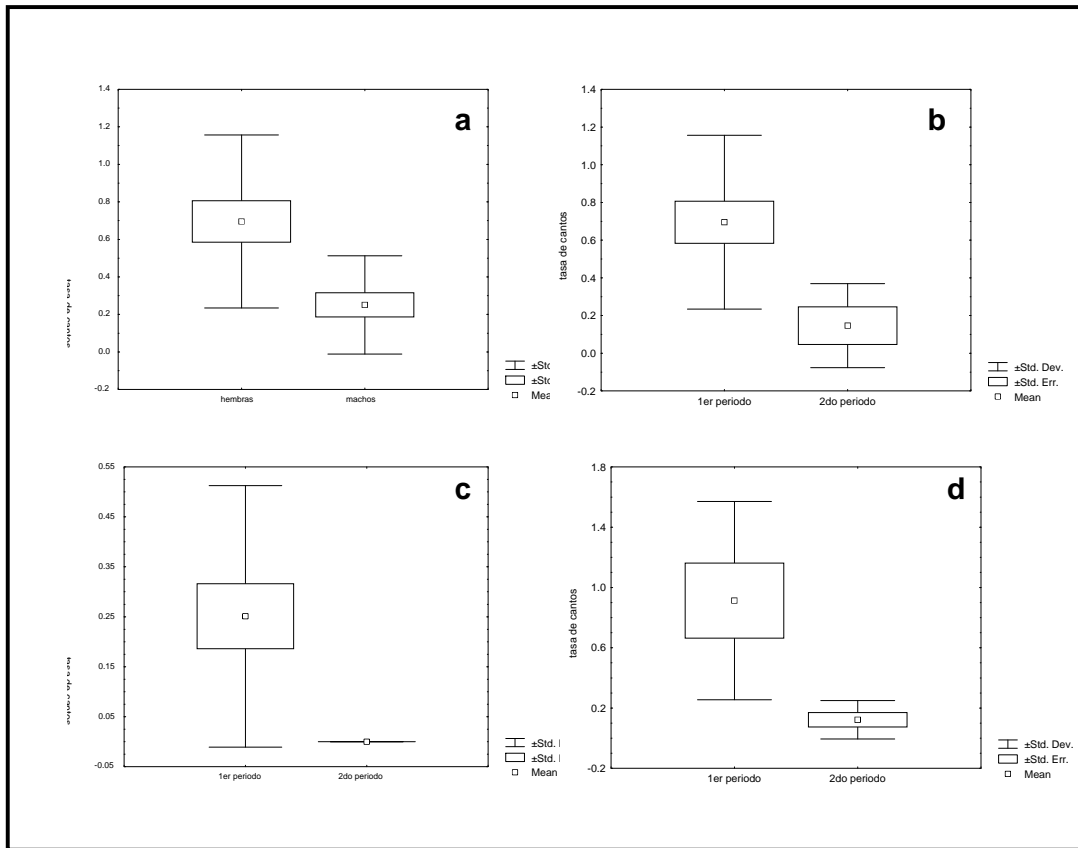


Fig. 4. Gráficas de la comparación de las tasas de vocalizaciones por minuto en machos y hembras durante la época reproductiva (del 11 de mayo al 1 de junio, $n = 23$ machos y 24 hembras) y post reproductiva (del 4 al 28 de agosto, $n = 13$ machos y 12 hembras , representando promedio, desviación estándar y error estándar, a) tasas de cantos de machos contra hembras durante la época reproductiva. b) tasa de cantos en hembras en la época reproductiva y post reproductiva. c) tasa de cantos en machos en la época reproductiva y post reproductiva. d) tasa de cantos en hembras en la época reproductiva y post reproductiva (prueba pareada).

TABLA 4. Análisis de las tasas de vocalizaciones comparando entre sexos y entre los distintos periodos de registro, usando U. de Mann-Whitney y Wilcoxon.

Análisis con pruebas de U. de Mann-Whitney									Pruebas pareadas de Wilcoxon			
Comparación entre sexos					Comparación entre periodos				Comparación entre periodos			
	1er periodo		2do periodo		Machos		Hembras		Machos		Hembras	
	U	P	U	P	U	P	U	P	T	P	T	P
Chit	114	0.428	12	0.575	35	0.333	36	0.610	9	0.398	9	0.398
Miau	119.5	0.552	15	1.000	33	0.266	30	0.326	7	0.237	3	0.063
Chatter	95.5	0.145	13	0.715	34	0.302	35	0.557	7	0.237	10	0.499
Canto	45.5	0.001	9	0.104	15	0.009	9	0.009	3	0.116	0	0.018

Comparación de los componentes del canto

Comparando hembras contra machos durante las dos épocas se encontró que hubo un mayor rango de frecuencia en machos durante la época reproductiva (U=60, P=0.028. Fig. 5), siendo la única diferencia significativa para el resto de los componentes del canto (ver Tabla 5).

Comparando a las hembras en las dos épocas se encontró que la diversidad de notas fue mayor durante la época post reproductiva (U= 26.5, P=0.021. Fig. 5) y no hubo ninguna diferencia significativa para los demás componentes del canto. Comparando a los machos en los dos periodos se encontró que tanto el número de notas del canto (U=4, P=0.043. Fig. 5) como el rango de frecuencia (U=0, P=0.009. Fig. 5) fueron mayores durante la época post reproductiva, mientras que en los demás componentes del canto no hubo diferencias significativas (ver Tabla 5).

Sin embargo, por medio del análisis con pruebas pareadas no se encontraron diferencias significativas en ninguno de los componentes del canto (ver Tabla 5).

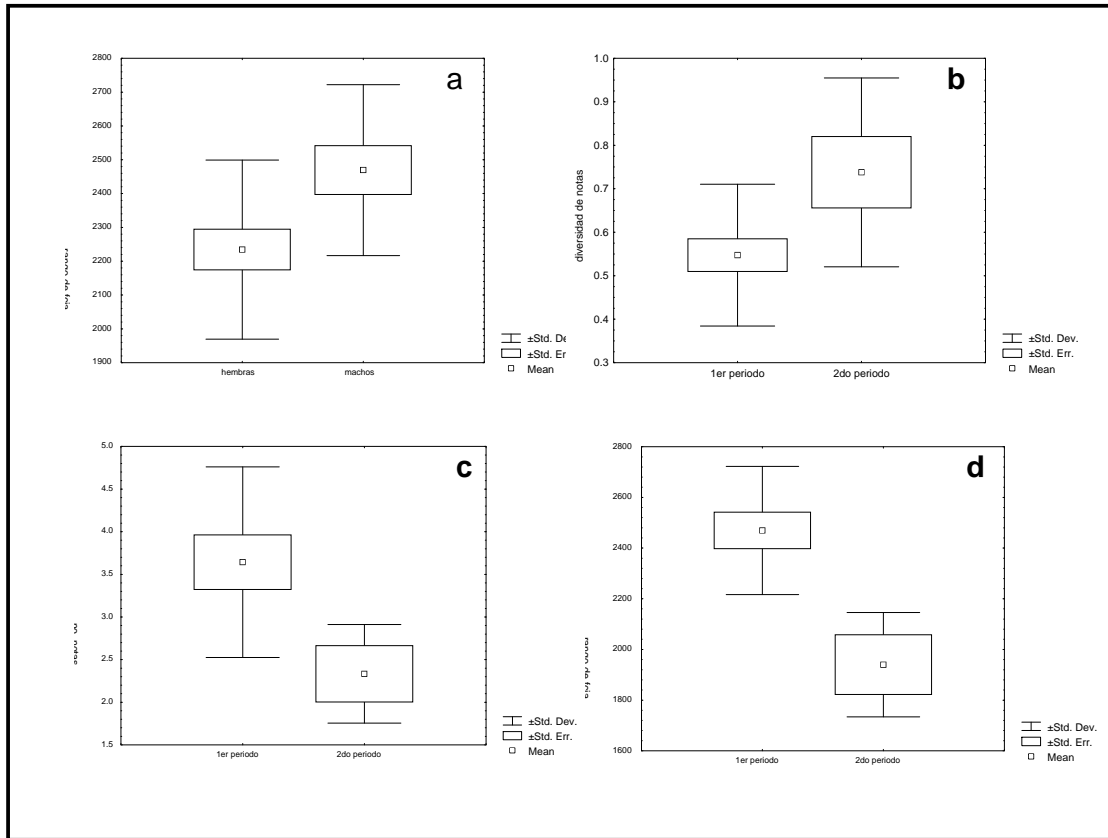


Fig. 5. Gráficas de la comparación de los componentes del canto en machos y hembras durante la época reproductiva y post reproductiva, representando promedio, desviación estándar y error estándar. a) rango de frecuencia en machos y hembras durante la época reproductiva, b) diversidad de notas en hembras durante la época reproductiva y post reproductiva, c) número de notas en machos durante la época reproductiva y post reproductiva y d) rango de frecuencia en machos durante la época reproductiva y post reproductiva.

TABLA 5. Análisis de los componentes del canto entre machos y hembras

Análisis con pruebas de U. de Mann-Whitney						Pruebas pareadas de Wilcoxon							
Comparación entre sexos					Comparación entre periodos				Comparación entre periodos				
		1er periodo		2do periodo		Machos		Hembras		Machos		Hembras	
		U	P	U	P	U	P	U	P	T	P	T	P
Número de notas		87.5	0.2825	4.5	0.171	4	0.0433	39	0.1055	-	-	7	0.893

Longitud del canto	111	0.9032	6	0.305	5	0.0606	44	0.1934	1	0.285	6	0.686
Rango de frecuencia	60	0.0285	4	0.138	0	0.0094	64	0.8851	-	0.109	6	0.686
Tipo de notas	107	0.7765	6	0.305	13	0.4705	55	0.5062	2	0.593	7	0.893
Diversidad de notas	75	0.1137	10	0.909	5.5	0.0712	27	0.0208	1	0.285	4	0.345

Resumiendo, los resultados sugieren que: (1) durante la época reproductiva las hembras cantaron más que los machos y; (2) ambos sexos cantaron más durante la época reproductiva (ver Tabla 4). Pero comparando con pruebas pareadas se observa que: (1) sólo las hembras cantaron más en la época reproductiva que en la post reproductiva (ver Tabla 4).

En los componentes del canto se encontró que: (1) el rango de frecuencia fue mayor en machos que en hembras durante la época reproductiva y; (2) en las hembras hubo una mayor diversidad de notas durante la época post reproductiva y en los machos tanto el número de notas como el rango de frecuencia del canto fueron mayores durante la época post reproductiva (ver tabla 5). Sin embargo, con pruebas pareadas no se encontraron diferencias significativas en ninguno de los componentes del canto (ver tabla 5).

DISCUSIÓN

Descripción de las vocalizaciones en *Icterus pustulatus*

Este estudio provee fuerte evidencia de que las hembras de la población de *Icterus pustulatus* cantan con mayor frecuencia que los machos durante la época reproductiva y su canto tiene una complejidad similar a la de los machos. Ambos sexos cantaron más durante la época reproductiva que en la post reproductiva, sugiriendo que la tasa de producción de cantos varía a lo largo del año y probablemente es fundamental para la reproducción, ya que a pesar de que defienden parejas y territorios durante todo el año, es durante la época reproductiva cuando quizá defienden más sus recursos por medio de cantos. Esto contradice a lo descrito por Jaramillo y Burke (1999), donde los cantos de las hembras son menos frecuentes y complejos que el de los machos. Las tasas de los diferentes tipos de llamados no variaron significativamente entre los sexos ni entre las distintas épocas, sugiriendo la posible importancia de la producción del canto durante la época reproductiva.

Este tipo de conducta vocal fue descrita por Murphy (datos no publicados) para la misma población de *Icterus pustulatus* en la Sierra de Huautla, Morelos. Se encontró que las hembras cantaron con una tasa contrastantemente mayor a la de los machos durante la época reproductiva (124 cantos de 17 hembras contra 2 cantos de 2 machos), apoyando así con fuerte evidencia los resultados encontrados en el presente estudio y la posible importancia reproductiva del canto para las hembras. Algo más que afirma los resultados, es que ambos sexos cantaron más durante la época reproductiva que en la post reproductiva, donde no se reportó ningún canto ni en hembras ni en machos, sugiriendo una vez más la probable importancia de la producción de cantos en la época reproductiva.

Murphy (datos no publicados) encontró un alto nivel de agresión intrasexual en hembras durante la defensa del territorio en la época reproductiva. Por lo encontrado en el presente estudio y en el de Murphy (datos no publicados) se puede concluir que en general, las hembras de esta población cantan con una mayor frecuencia que los machos durante la época reproductiva, ya que de esta manera están defendiendo su territorio pues la tasa de intensidad de cantos de las aves está directamente influenciada por aspectos de la condición del individuo, como la respuesta inmune y por lo tanto, puede servir como un indicador o una señal honesta de la condición del ave que canta (Vondrasek, 2006). Por lo tanto, cualquier característica del canto que sugiera una señal honesta o que aparente que el individuo que canta es un excelente peleador hará que el rival se retire. Si el dueño del territorio puede indicar por medio del canto que es superior a su rival, entonces ambos saldrán beneficiados al evitar la pelea (Collins, 2004).

Las variaciones estacionales en las tasas de producción del canto en machos y hembras son muy marcadas, a diferencia de las tasas de producción de los llamados y de los componentes del canto que no varían significativamente a lo largo del año ni entre sexos. Esto permite concluir que la complejidad acústica del canto en *Icterus pustulatus* es similar para ambos sexos durante los dos periodos.

Así como existe el repertorio de cantos en las aves, también existe el repertorio de llamados que desempeña varias funciones: alarma, cohesión entre los individuos dentro de un grupo durante la migración, anuncio e intercambio de alimentos, súplica de comida, descanso en la percha, agonístico, contacto del grupo, cortejo, defensa del territorio, de los recursos y de la pareja y cuidado parental (Marler 2004). Sin embargo, puede observarse que el repertorio de llamados de *Icterus pustulatus* es bastante pequeño, pues sólo consta de chits, miaus y chatters, en comparación al de los

galliformes, córvidos y psitácidos, donde hay un amplio repertorio (Marler 2004). Considerando que estos grupos son muy sociales, tiene sentido que su repertorio de llamados sea grande, a diferencia de *I. pustulatus*, ya que comúnmente se encuentra en parejas y no en grupos, además de que no es una especie migratoria y las demás funciones que desempeñan los llamados probablemente las desarrollan por medio de cantos, tal es el caso de la defensa del territorio y de los recursos (Langmore 2000, Stutchbury y Morton 2001, Ballentine et al. 2003).

Una razón que afecta la tasa de producción del canto se da a causa de los factores sociales, como la duración de residencia en un territorio en particular o el número de vecinos del territorio. Aquellas aves que establecen un nuevo territorio cantan más que las que permanecen en el mismo; este es el caso de *Malurus cyaneus* y *Erithacus rubecula* (Vondrasek 2006). Sin embargo, esto no puede concluirse en *Icterus pustulatus* ya que nuestro estudio se realizó en el 2006 y el territorio de las parejas permaneció igual durante las dos épocas, entonces no puede determinarse si nuestros individuos estaban estableciendo un nuevo territorio o eran residentes y si el canto estuvo afectado por esto.

Como existe una alta densidad poblacional de *Icterus pustulatus* en la Sierra de Huautla (de 25 a 30 parejas en promedio en el área de estudio), es fundamental que las hembras canten con altas tasas, ya que hay una considerable competencia por los recursos y tienen que defenderlos eficientemente contra otras hembras, principalmente durante la construcción del nido y la defensa del territorio. Esto favorece el canto en las hembras con el mismo éxito que en los machos (Stutchbury y Morton 2001), sin embargo, no explica por qué cantan más que éstos.

En las especies tropicales, los individuos de una pareja defienden sus territorios contra individuos de su mismo sexo (Levin 1996). Este comportamiento fue encontrado

en la población de *I. pustulatus* del presente estudio. En la investigación de Murphy (datos no publicados) se encontró que las hembras defendían su territorio agresivamente contra hembras rivales y los machos lo hacían también contra otros machos rivales; ninguno de los sexos respondió agresivamente al sexo opuesto. En experimentos de playback, Levin y Morton (1996) encontraron que las hembras del Sotorrey Castaño (*Thryothorus nigricapillus*) respondían más agresivamente a los cantos producidos por el mismo sexo que a los duetos o a los cantos de los machos (Levin 1996). La defensa intrasexual del territorio en las hembras puede impedir que otras hembras transpasen el límite de su territorio así como el desalojamiento del mismo (Fedy y Stutchbury 2005). Esto apoya el hecho de que las hembras hayan cantado con tasas más altas durante el establecimiento del territorio y la construcción del nido, ya que de esta forma estaban evitando la intrusión de otras hembras a su territorio del nido.

Una razón importante por la cual ambos sexos producen una mayor tasa de cantos durante la época reproductiva se debe a que los niveles de andrógenos durante periodos de alta competencia y agresión se elevan para poder defender los recursos más eficientemente y esto sucede justamente durante el periodo reproductivo (Langmore 1998). Cuando hay altos niveles de agresión hembra-hembra, como en la defensa de los recursos de *I. pustulatus*, puede desencadenarse una cascada hormonal resultando en un aumento de la producción del canto (Vondrasek 2006). Un ejemplo se observa en el Petirrojo (*Erithacus rubecula*) donde en la época reproductiva los machos defienden territorio y las hembras no cantan, pero en el otoño las parejas se separan y machos y hembras establecen aparte sus territorios de invierno. El nivel de testosterona en hembras aumenta durante este periodo y por lo tanto, cantan para defender sus territorios (Langmore 1998). Se piensa que este tipo de defensa individual durante esta época es necesaria a causa de la escasez de recursos durante el invierno. En esta especie,

el canto de las hembras además de que está relacionado con el comportamiento territorial de invierno, es más corto y simple que el canto de los machos (Catchpole y Slater 1995).

En un estudio de Fedy y Stutchbury (2005) con el Hormiguerito Vientri blanco (*Myrmeciza longipes*) se observó que machos y hembras respondían más agresivamente a las intrusiones territoriales durante la época seca (no reproductiva) que en la húmeda (reproductiva), ya que la abundancia de alimento era menor durante el periodo seco y por lo tanto, el valor del territorio alto. Esto podría explicar por qué ambos sexos defendieron más el territorio por medio de cantos durante la época reproductiva en la población de estudio de la Sierra de Huautla, Morelos, ya que a finales de mayo, cuando las hembras estaban construyendo el nido, la lluvia era escasa, lo que sugiere que la competencia por el alimento podría haber sido mayor (Fedy y Stutchbury 2005).

Cantos exclusivos en hembras

A pesar de que el canto en hembras generalmente ha sido descrito por ser menos complejo que el de los machos en la mayoría de las especies tropicales, existen evidencias donde las hembras vocalizan con cantos de la misma complejidad (Mennill y Vehrencamp 2005, Garamszegi et al. 2007). El que se tenga el concepto de que sólo los machos cantan en las aves canoras se debe a que la mayoría de los estudios han sido realizados en regiones templadas, donde sólo los machos cantan (Catchpole y Slater 1995, Marler 2004). Además, la mayoría de los estudios en las aves tropicales se han enfocado a las especies donde ambos sexos producen duetos y no en aquellas especies donde las hembras producen un canto individual y exclusivo (Slater y Mann 2004).

Diversas investigaciones han comprobado que en los trópicos ambos sexos cantan (Morton 1996, Langmore 1998, Stutchbury y Morton 2001, Slater y Mann 2004, Murphy et al. 2008, Price et al. 2008). Sin embargo, para nuestro conocimiento, éste es

el primer estudio donde se reporta que las hembras cantan con una mayor tasa que los machos, pues existen datos escasos de esto en la literatura (Riebel 2003). No obstante, el que no se hayan reportado especies donde las hembras canten más que los machos probablemente se debe al hecho de que la mayoría de las especies tropicales son sexualmente monomórficas o poco dimórficas, por lo que fácilmente se pueden confundir las hembras con los machos durante el estudio de campo y errar en las conclusiones (Beletsky 1982, Fedy y Stutchbury 2005).

El que las hembras canten más en las especies de los trópicos que en las del norte posiblemente se debe a que existe un mayor nivel de agresión intrasexual porque defienden sus territorios contra vecinos durante todo el año y existe una mayor tasa de supervivencia de los adultos. Las hembras defienden su territorio y su pareja por medio de cantos a lo largo del año debido a que el establecimiento del territorio y de formación de la pareja no es un comportamiento exclusivo de la época reproductiva como sucede en aves templadas, sino de todo el año (Kroodsma y Miller 1996, Fedy y Stutchbury 2005, Vondrasek 2006).

En la mayoría de las aves oscinas, el macho es el sexo competitivo y los cantos de los machos han evolucionado a través de la selección sexual específicamente para la defensa del territorio contra los rivales y para la atracción de la pareja (Catchpole y Slater 1995, Collins, 2004). Se ha observado que las hembras cantan para cumplir con funciones similares, además de tener finalidades específicas como la coordinación de las actividades reproductivas (Mann et al. 2003, Garamszegi et al. 2007), el mantenimiento del grupo familiar durante el cuidado de las crías y periodos de agresión (Hobson y Sealy 1990, Levin 1996), la solicitud de cópulas (Garamszegi et al. 2007) y la defensa de la pareja (Langmore 1998) y en especies que presentan parasitismo interespecífico del nido durante todo el año, es decir, como *Icterus pustulatus* que es parasitado por el

Vaquero Ojorrijo *Molothrus aeneus* (Langmore 2000). Para conocer la razón por la cual se presenta una mayor frecuencia del canto en las hembras de *I. pustulatus* habría que hacer un estudio experimental donde se pongan a prueba las anteriores hipótesis controlando y modificando variables conductuales durante distintos contextos sexuales y épocas del año.

El canto exclusivo de las hembras ha sido reportado en varias especies del género *Icterus* (Beletsky 1982, Flood 1990, Scharf y Kren 1996, Jaramillo y Burke 1999, Howell y Webb 2000), pero la mayoría de las observaciones han sido sólo anecdóticas y el comportamiento vocal ha sido analizado únicamente en pocas especies de calandrias del norte mas no de los trópicos. En el Bolsero de Baltimore (*Icterus galbula*), única especie de calandria donde el canto de las hembras ha sido estudiado directamente, se encontró que el canto tiene una función intersexual de defensa de pareja y que los componentes del canto de las hembras son similares en frecuencia y duración a los de los machos, con la única diferencia con *I. pustulatus* de que la tasa de producción de cantos es menor en las hembras (Beletsky 1982).

Las hembras del Bolsero Castaño (*Icterus spurius*) y del Bolsero cuculado (*I. cucullatus*) cantan relativamente poco en comparación a los machos y en el Bolsero cuculado el canto de las hembras es menos elaborado que el de los machos (Scharf y Kren 1996, Pleasants y Albano 2002). Miller (1931) observó que en el Bolsero de Bullock (*I. bullockii*), taxón hermano de *I. pustulatus* (Omland et al. 1999), las hembras cantan más que los machos (5 veces más) en ciertos periodos del año específicamente durante la construcción del nido y su canto es similar al del macho. Al igual que en *I. bullockii*, en *I. pustulatus* la mayor producción del canto en las hembras ocurrió durante la construcción del nido y en ambas especies machos y hembras participan en la defensa del territorio (Jaramillo y Burke 1999).

En el Bolsero de Audubon (*I. graduacauda*), una especie tropical residente, las hembras cantan aparentemente tan frecuentemente como los machos y con la misma complejidad acústica (Flood 1990). Aunque Flood (1990) no pudo definir las causas, este trabajo es importante debido a que *I. graduacauda* presenta patrones de distribución y conductuales similares a los de *I. pustulatus*. Sin embargo, existen diversas hipótesis que pueden explicar estos patrones: la hembra incuba y construye el nido, ambos sexos participan en el cuidado parental de las crías, son parasitados por el Vaquero Ojirrojo (*Molothrus aeneus*) y se encuentran generalmente a lo largo del año en parejas (Flood 1990). Por todas las razones anteriores, probablemente en ambas especies se encontraron patrones similares en la productividad del canto de las hembras.

Por medio de observaciones conductuales en la Sierra de Huautla, Morelos, se observó que machos y hembras de *Icterus pustulatus* abandonaban frecuentemente sus territorios en búsqueda de alimentos. Este comportamiento de dejar el territorio fue muy común durante la época reproductiva, cuando la tasa de producción del canto de ambos sexos fue mayor (Price et al. 2008). Una posible razón por la cual las hembras cantaron más que los machos durante esta época se debe a que permanecían más tiempo en el territorio del nido, ya que sólo ellas incuban (Jaramillo y Burke 1999, Stiles y Skutch 2003) y los machos estaban gran parte del tiempo fuera del territorio posiblemente forrajeando. Esto se apoya en el hecho de que las hembras en ausencia de su macho tienen que defender más vigorosamente su territorio, probablemente también contra los parasitadores interespecíficos (Cooney y Cockburn 1995, Langmore 1998, Langmore 2000, Heinsohn et al. 2005). Futuros estudios deberían de examinar los contextos sociales del canto de machos y hembras así como el tiempo que cada sexo invierte en el nido durante la época reproductiva para investigar estas posibilidades.

Las hembras cantan para defender sus recursos a lo largo del año, en temporadas o cuando la competencia entre hembras es muy intensa (Langmore 2000). Por ejemplo, Cooney y Cockburn (1995) encontraron que en *Malurus cyaneus* (una especie de ave australiana) las hembras cantan con altas tasas durante todo el año para establecer un nuevo territorio, por lo que propusieron que las hembras usan el canto para la defensa del territorio. Este resultado ha sido confirmado en otras especies, como el Cenzontle Norteño (*Mimus polyglottos*), el Verdugo (*Lanius ludovicianus*) y la Camea (*Chamaea fasciata*) (Langmore 2000). Las hembras del Gorrión Melódico (*Melospiza melodia*) que normalmente no cantan, lo hacen previamente a la construcción del nido en aquellos años cuando existe una alta densidad poblacional, un decremento en el promedio del éxito reproductivo y un incremento en la variación de éste (Langmore 2000). Se han realizado trabajos que indican que el canto de las hembras está relacionado con la competencia con otras hembras por el espacio reproductivo y que ocurre únicamente cuando hay una escasez en dichos recursos (Langmore 2000). Apoyada en esta información y tomando en cuenta la alta densidad poblacional de las calandrias en Huautla (25 a 30 parejas aproximadamente en 0.5 km alrededor del corredor ripario), sugiero que la competencia por los recursos contra otras hembras es inusualmente alta en esta población, y por lo tanto hay una alta producción del canto en las hembras para defender sus recursos contra otras hembras. Otra razón por la que las hembras cantan más podría deberse a que como ellas son quienes permanecen en el territorio del nido la mayor parte del tiempo, son quienes tienen que defenderlo también contra los parasitadores interespecíficos, es decir, contra el Vaquero Ojirrojo (*Molothrus aeneus*), quizá sólo manifestando su presencia, pues mediante observaciones conductuales en el campo se percibió que algunas hembras cantaban incluso desde dentro del nido.

Según Vondrasek (2006) la tasa de producción del canto en las hembras del Cardenal Norteño (*Cardinalis cardinalis*) varió a lo largo del año, siendo más alta durante la primera parte de la época reproductiva y cuando formaban una nueva pareja, caso similar a *I. pustulatus*, donde la tasa de producción del canto fue mayor durante la primera parte de la época reproductiva que abarca defensa del territorio y construcción del nido. Sin embargo, en los cardenales los machos cantan más que las hembras, caso contrario a nuestra especie de estudio.

Implicaciones a futuro

Una propuesta específica de este trabajo es la realización de más estudios de especies tropicales, donde para evitar la confusión de géneros se anille a la población de estudio y se tomen muestras de sangre para el posterior análisis y determinación del sexo, para así confirmar de qué sexo se origina el canto (Price et al. 2008).

De este estudio surgen diversos puntos como:

- Planeación de experimentos de playback durante la época reproductiva y post reproductiva exponiendo a las parejas a dos tipos de estímulos: (1) cantos exclusivos de machos y (2) cantos exclusivos de hembras, para así saber qué sexo responde primero y es más agresivo y/o territorial, o si ambos integrantes de la pareja defienden el territorio contra intrusos con la misma intensidad. De esta forma poder determinar si el que las hembras cantan más que los machos se debe a que son más territoriales o agresivas.
- Observaciones conductuales de las parejas para la evaluación de las funciones intersexuales y así poder demostrar si las vocalizaciones tienen una importancia crucial para la comunicación de la pareja, así como en la atracción de la misma.
- Registros de conducta junto con los registros de las vocalizaciones en todos los contextos. Para facilitararlo se mencionaría el tipo de conducta durante la

grabación de las vocalizaciones con la ayuda de una diadema con micrófono grabando en 2 canales al mismo tiempo, para así comprobar la función de cada vocalización en ambos sexos y no hacer sólo sugerencias.

- Análisis de hormonas para determinar si el nivel de andrógenos aumenta en el periodo reproductivo haciendo que sean más agresivos ambos sexos por medio de cantos.
- Grabación del canto durante toda la época reproductiva, no sólo en la defensa del territorio y construcción del nido como en el presente estudio, sino también durante la incubación y alimentación de los polluelos y por lo tanto, determinar si la tasa de producción del canto varía a lo largo de la época reproductiva y si tiene una función distinta en cada uno de los contextos sociales.

CONCLUSIONES

Contrario a lo que comúnmente se ha encontrado en otras especies de aves tropicales y a lo anteriormente descrito por Jaramillo y Burke (1999), las hembras cantaron más que los machos en la época reproductiva y ambos sexos cantaron más durante esta época. Esto sugiere que aunque defienden sus recursos a lo largo de todo el año, es en la época reproductiva cuando lo hacen más. No obstante, aún no entendemos por qué se presenta esta conducta atípica en las hembras de la especie.

Hubo una gran diferencia en la tasa del canto en los distintos periodos y entre sexos (mas no en los llamados). Sin embargo, no hubo ninguna diferencia significativa en los componentes del canto de machos y hembras, sugiriendo que la complejidad acústica del canto en *Icterus pustulatus* es similar para ambos sexos.

Este estudio provee una de las pocas descripciones del comportamiento del canto en especies con cantos frecuentes exclusivos de hembras y representa la primera etapa hacia entender el significado funcional del canto exclusivo de las hembras en *Icterus pustulatus*. A su vez, abre las puertas a la investigación de varios aspectos reproductivos y conductuales de esta especie de calandria.

La importancia de esta investigación radica en que es la primer descripción detallada y formal de las vocalizaciones de *I. pustulatus*, una especie de ave canora tropical donde ambos sexos vocalizan por medio de cantos y llamados, y se enfoca principalmente al canto de las hembras, un fenómeno poco estudiado y por lo tanto, poco entendido.

REFERENCIAS

- Arcese, P., P.K. Stoddard, y S.M. Hiebert. 1988. The form and function of song in female Song Sparrows. *Condor* 90: 44-50.
- Badyaev, A. V., y G. E. Hill. 2003. Avian sexual dichromatism in relation to phylogeny and ecology. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 34: 27-49.
- Ballentine, B., A. Badyaev y G.E. Hill. 2003. Changes in song complexity correspond to periods of female fertility in blue grosbeaks (*Guiraca caerulea*). *Ethology* 109: 55-66.
- Baptista, L. F., P. E. Trail, B. B. Dewolfe y M. L. Morton. 1993. Singing and its functions in female White-crowned Sparrows. *Animal Behaviour* 46: 511-524.
- Baptista, L.F. 1993. El estudio de la variación geográfica usando vocalizaciones y las bibliotecas de sonidos de aves neotropicales. Curación moderna de colecciones ornitológicas. *American Ornithologists' Union* 15-30.
- Beletsky, L.D. 1982. Vocalizations of female Northern Orioles. *Condor* 84: 445-447.
- Bullock, S. H., y J. A. Solís-Magallanes. 1990. Phenology of canopy trees of a tropical deciduous forest in Mexico. *Biotropica* 22:22-35.
- Byers, B. E. 2006. Extrapair paternity in Chestnut-sided Warblers is correlated with consistent vocal performance. *Behavioral Ecology* 10: 1-7.
- Catchpole, C.K. y P.J.B. Slater. 1995. Bird song, biological themes and variations. Cambridge, University Press. NY, USA.
- Collins, S. 2004. Vocal fighting and flirting: the functions of birdsong. p. 39-79. *En* P. Marler and H. Slabbekoorn [eds.], *Nature's music, the science of birdsong*. Elsevier Academic Press. San Diego, CA, USA.
- Cooney, R. y A. Cockburn. 1995. Territorial defense is a major function of female song in the Superb Fairy-wren, *Malurus cyaneus*. *Animal Behaviour* 49: 1635-1647.

- Eens, M. y R. Pinxten. 1998. Female song for mate attraction: an overlooked phenomenon? *Trends in Ecology and Evolution* 13: 322-323.
- Fedy, B.C. y B.J.M. Stutchbury. 2005. Territory defence in tropical birds: are females as aggressive as males? *Behavioural Ecology and Sociobiology* 58: 414-422.
- Flood, N.J. 1990. Aspects of the Breeding Biology of Audubon's Oriole. *Journal of Field Ornithology* 61: 290-302.
- Garamszegi, L.Z., D.Z. Pavlova, M. Eens y A.P. Møller. 2007. The evolution of song in female birds in Europe. *Behavioral Ecology* 18: 86-96.
- Gómez-Gómez, M. et al. 2003. Sinopsis de pruebas no paramétricas. Cuándo usarlas. *Revista Mexicana de Pediatría* 70(2): 91-99.
- Heinsohn, R., S. Legge y J.A. Endler. 2005. Extreme reversed sexual dichromatism in a bird without sex role reversal. *Science* 309: 617-619.
- Hobson A. y G. Sealy. 1990. Female song in the Yellow Warbler. *Condor* 92: 259-261.
- Howell, S. y S. Webb. 2001. A guide to the birds of Mexico and North Central America. Oxford University Press, USA.
- Jaramillo, A. y P. Burke. 1999. New world blackbirds. The icterids. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Kessler, W.B. y K.A. Milne. 1982. Morning versus evening detectability of southeast alaskan birds. *Condor* 84: 447-448.
- Kroodsma, D.E. 2005. *The Singing Life of Birds. The Art and Science of Listening to Birdsong*. Houghton Mifflin Company. New York, USA.
- Kroodsma, D.E. y E.H. Miller. 1996. *Ecology and Evolution of Acoustic Communication in Birds*. Cornell University Press, Ithaca, New York, USA.
- Langmore, N.E., N.B. Davies, B.J. Hatchwell y I.R. Hartley. 1996. Female song attracts males in the Alpine Accentor *Prunella collaris*. *Biological Sciences* 263: 141-146.

- Langmore, N.E. 1998. Functions of duet and solo songs of female birds. *TREE* 4: 136-139.
- Langmore, N.E. 2000. Why female birds sing. p. 317-327. *En* Y. Espmark, T. Amundsen, and G. Rosenqvist [eds.], *Animal signals, signaling and signal design in animal communication*. Tapir Academic Press, Trondheim, Norway.
- Levin, R.N. 1996. Song behavior and reproductive strategies in a duetting wren, *Thryothorus nigricapillus*: I. Removal experiments and II. Playback experiments. *Animal Behaviour* 52: 1093-1117.
- McDonald, M.V. 1989. Function of song in Scott's Seaside Sparrow, *Ammodramus maritimus peninsulae*. *Animal Behaviour* 38: 468-485.
- Mann, N.I., L. Marshall-Ball y P.J.B. Slater. 2003. The complex song duet of the plain wren. *Condor* 105: 672-682.
- Marler, P. 2004. Bird calls: a cornucopia for communication. p. 1-37. *En* Nature's Music, the Science of the Birdsong. Elsevier Academic Press, San Diego, CA, USA.
- Marler, P. y H. Slabbekoorn. 2004. *Nature's Music. The Science of Birdsong*. Elsevier Academic Press, San Diego, CA, USA.
- Mennill, D.J y S.L. Vehrencamp. 2005. Sex differences in singing and duetting behavior of neotropical Rufous and White Wrens (*Thryothorus rufalbus*). *Auk* 122: 175-186.
- Miller, A. 1931. Notes on the song and territorial habits of Bullock's Oriole. *Wilson Bulletin* 43: 102-108.
- Morton, E. S. 1996. A comparison of vocal behavior among tropical and temperate passerine birds. p. 258-268. *En* D. E. Kroodsma and E. H. Miller [eds.], *Ecology and evolution of acoustic communication in birds*. Cornell University Press,

Ithaca, NY, USA.

- Omland, K.E., S.M. Lanyon y S.J. Fritz. 1999. A molecular phylogeny of the New World Orioles (*Icterus*): the importance of dense taxon sampling. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 12: 224-39.
- Pleasants, B.Y. y D.J. Albano. 2002. Hooded Oriole (*Icterus cucullatus*). En A. Poole and F. Gill [eds.]. *The birds of North America*, no. 568. Birds of North America, Inc., Philadelphia, PA.
- Price, J.J., L. Yunes-Jiménez, M. Osorio-Beristain, K.E. Omland y T.G. Murphy. (2008). Sex-role reversal in song? Females sing more frequently than males in the streak-backed oriole (*Icterus pustulatus*). *Condor. In Press*
- Riebel, K. 2003. The “mute” sex revisited: vocal production and perception learning in female songbirds. p. 49-86. In P. J. B. Slater, J. S. Rosenblatt, C. T. Snowdon, T. J. Roper y M. Naguib [eds.], *Advances in the study of behavior*, vol. 33. Elsevier Academic Press, New York, NY, USA.
- Ritchison G. 1986. The singing behavior of female Northern Cardinals. *Condor* 88: 156-159.
- Russell, E.M., Y. Yom-Tov y E. Geffen. 2004. Extended parental care and delayed dispersal: northern, tropical and southern passerines compared. *Behavioral Ecology* 5: 831-838.
- Scharf, W. C. y J. Kren. 1996. Orchard Oriole (*Icterus spurius*). En Poole, A. y Gill, F.[eds.], *The birds of North America*, no. 255. Academy of Natural Sciences, Philadelphia, PA, y American Ornithologists' Union, Washington, DC.
- Slater, P.J.B y N.I. Mann. 2004. Why do females of many bird species sing in the tropics? *Journal of Avian Biology* 35: 289-294.
- Stiles, G. y A.F. Skutch. 2003. *Guía de Aves de Costa Rica*. Ed. INBio, Costa Rica.

- Stutchbury, B.J.M. y E.S. Morton. 2001. Behavioral Ecology of Tropical Birds. Academic Press, San Diego, CA.
- Toledo, V.H., F.A. Noguera, J.A. Chemsak, F.T. Hovore y E.F. Giesbert. 2002. The Cerambycid fauna of the tropical dry forest of ‘‘El Aguacero’’ Chiapas, México (Coleoptera: Cerambycidae).
- Trejo, I, y R. Dirzo. 2000 Deforestation of seasonally dry tropical forest: a national and local analysis in Mexico. *Biological Conservation* 94: 133-142.
- Van Perlo, B. 2006. Birds of Mexico and Central America. Princeton Illustrated Checklists, New Jersey, USA.
- Vondrasek, J.R. 2006. Social factors affect the singing rates of female Northern Cardinals *Cardinalis cardinalis*. *Journal of Avian Biology* 37: 52-57.