



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

---

# POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Instituto de Biología, UNAM

**Caracterización y evaluación de la  
variación individual en las  
vocalizaciones del loro corona lila  
(*Amazona finschi*) en Jalisco, México.**

# TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE  
**MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS  
(BIOLOGÍA AMBIENTAL)**

P R E S E N T A

ADOLFO CHRISTIAN MONTES MEDINA

**TUTORA PRINCIPAL DE TESIS:** Dra. Katherine Renton

**COMITÉ TUTOR:** Dr. Adolfo Navarro Sigüenza  
Dr. Juan Francisco Ornelas Rodríguez

MÉXICO, D.F.

Diciembre, 2011



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.





UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

---

# POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Instituto de Biología, UNAM

**Caracterización y evaluación de la  
variación individual en las  
vocalizaciones del loro corona lila  
(*Amazona finschi*) en Jalisco, México.**

# TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE  
**MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS  
(BIOLOGÍA AMBIENTAL)**

P R E S E N T A

ADOLFO CHRISTIAN MONTES MEDINA

**TUTORA PRINCIPAL DE TESIS:** Dra. Katherine Renton

**COMITÉ TUTOR:** Dr. Adolfo Navarro Sigüenza  
Dr. Juan Francisco Ornelas Rodríguez

MÉXICO, D.F.

Diciembre, 2011



Dr. Isidro Ávila Martínez  
Director General de Administración Escolar, UNAM

Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 27 de junio de 2011, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS (BIOLOGÍA AMBIENTAL)** del alumno **MONTES MEDINA ADOLFO CHRISTIAN** con número de cuenta **99204349** con la tesis titulada "**Caracterización y evaluación de la variación individual en las vocalizaciones del loro corona lila (*Amazona finschi*) en Jalisco, México**", realizada bajo la dirección de la **DRA. KATHERINE RENTON**:

Presidente: DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGUENZA  
Vocal: DR. JORGE ERNESTO SCHONDUBE FRIEDEWOLD  
Secretario: DR. ALEJANDRO ARIEL RÍOS CHELÉN  
Suplente: DR. JUAN FRANCISCO ORNELAS RODRÍGUEZ  
Suplente: DR. ALEJANDRO SALINAS MELGOZA

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

ATENTAMENTE  
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"  
Cd. Universitaria, D.F., a 28 de Noviembre de 2011.

*M. del Coro Arizumi*  
DRA. MARÍA DEL CORO ARIZUMI ARRIAGA  
COORDINADORA DEL PROGRAMA

c.c.p. Expediente del (la) interesado (a).

## **AGRADECIMIENTOS**

- **Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM**, por todas las facilidades que me proporcionaron para la realización de esta tesis y por la educación que me brindó en mi formación como maestro en ciencias biológicas.
- Al **Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT)** por el apoyo económico que me brindó durante los dos años que duró la maestría. Número de CVU 230041 y número de registro de becario 231685.
- Por último pero no por ello menos importante, quisiera agradecer a mi **comité tutor**, compuesto por los doctores **Adolfo Navarro Sigüenza y Juan Francisco Ornelas Rodríguez**.

## GRACIAS...

- Agradezco a mi alma mater, la Universidad Nacional Autónoma de México, por la increíble formación y por permitirme cumplir mis sueños y realizar lo que siempre he querido.
- A mis padres Adolfo y Norma, que me han dado todo y me han ayudado como nadie a ser quien soy, este nuevo éxito en mi vida es también de ustedes. Gracias infinitas y gracias por ser un modelo siempre a seguir... Los quiero.
- A la Dra. Katherine Renton, por su brillante asesoría, por sus consejos, por aprender conmigo y enseñarme tantas cosas acerca de los pericos, por apoyarme en este proyecto nuevo para ambos, por brindarme su amistad y por último, por estar siempre apoyándome tanto en el campo como en el escritorio. De todo corazón, te agradezco Katherine.
- A mis sinodales durante estos dos años, al Dr. Adolfo Navarro y al Dr. Francisco Ornelas, por encaminarme a terminar correctamente esta tesis, por sus comentarios tan importantes y por su tiempo brindado.
- A los miembros de mi comité tutor, al Dr. Jorge Schondube y al Dr. Alejandro Ríos Chelén, por sus comentarios tan importantes para el enriquecimiento de la tesis y sobre todo por su valioso tiempo.
- Al recién formado Dr. Alejandro Salinas Melgoza miembro del comité tutor, que me ha brindado su asesoría incondicional y me ha ayudado y apoyado muchísimo en la realización de esta tesis y en mi formación y lo más importante, me brinda una amistad que espero perdure por siempre, gracias mi estimado Aletz por todo, estoy en deuda contigo.

- A la Fundación Ecológica Cuixmala A.C., por todo el apoyo logístico para la realización de esta tesis.
- A la Estación de Biología Chamela, UNAM, por su apoyo logístico y por hacer amena mi estancia en Chamela.
- A Ideas Wild, por el apoyo con el equipo de grabación que me proporcionó para la realización de este proyecto.
- Aunque probablemente no la lean, a todos los loros corona lila, por mostrarme un mundo diferente color verde.
  
- A mis hermanos, por estar siempre apoyándome
- A mi hermosa Viris, que llegó en el momento de culminación de esta tesis, pero que me ayudo en cuantiasas noches dándome sus opiniones objetivas, su apoyo y sobre todo su amor...
- A mis amigos, mis hermanos académicos y los no académicos, por estar siempre brindándome su apoyo en todo este camino, son tantos que prefiero no citarlos para no dejar a alguien fuera, pero saben ustedes quiénes son y cuanto los aprecio.
- A las amistades de Cuixmala y de Chamela, por sus ricas comidas, por las experiencias vividas, por asesorarme cuando lo necesitaba y por ser parte importante de mi vida



DEDICADA A MIS PADRES, A MIS HERMANOS Y A VIRIS

## TABLA DE CONTENIDO

RESUMEN .....	3
ABSTRACT.....	4
INTRODUCCIÓN .....	5
CARACTERIZACIÓN VOCAL .....	5
VARIACIÓN INTER-INDIVIDUAL .....	5
EXPERIMENTOS DEPLAYBACK.....	7
LORO CORONA LILA ( <i>AMAZONA FINSCHI</i> ).....	8
HIPÓTESIS .....	10
OBJETIVOS .....	10
MÉTODO .....	11
SITIO DE ESTUDIO.....	11
OBTENCIÓN DE GRABACIONES.....	12
ANÁLISIS ACÚSTICO .....	13
CARACTERIZACIÓN DEL LLAMADO DE ANIDACIÓN DE MACHOS Y HEMBRAS .....	16
VARIACIÓN INTER-INDIVIDUAL .....	16
EXPERIMENTOS DEPLAYBACK.....	17
ANÁLISIS ESTADÍSTICO .....	19
<u>Caracterización de llamados de macho y hembra</u> .....	19
<u>Variación inter-individual</u> .....	20
<u>Experimento de playback</u> .....	22

<b>RESULTADOS .....</b>	<b>23</b>
<b>1.1 CARACTERIZACIÓN VOCAL DEL LLAMADO DEL MACHO Y LA RESPUESTA DE LA HEMBRA .....</b>	<b>23</b>
<i>1.1.1 Caracterización conductual del llamado del macho .....</i>	<i>23</i>
<i>1.1.2 Caracterización conductual de la respuesta de la hembra .....</i>	<i>30</i>
<i>1.1.3 Caracterización cuantitativa del llamado del macho .....</i>	<i>31</i>
<i>1.1.4 Caracterización cuantitativa de la respuesta de la hembra .....</i>	<i>33</i>
<b>2. VARIACIÓN INTER-INDIVIDUAL .....</b>	<b>36</b>
<i>2.1. Machos .....</i>	<i>36</i>
<i>2.2. Hembras .....</i>	<i>46</i>
<b>3. EXPERIMENTO DE PLAYBACK.....</b>	<b>49</b>
<b>DISCUSIÓN .....</b>	<b>50</b>
<b>CARACTERIZACIÓN DEL LLAMADO DEL MACHO Y LA RESPUESTA DE LA HEMBRA .....</b>	<b>50</b>
<b>VARIACIÓN INTER-INDIVIDUAL .....</b>	<b>55</b>
<b>EXPERIMENTO DE PLAYBACK.....</b>	<b>60</b>
<b>CONCLUSIONES .....</b>	<b>62</b>
<b>REFERENCIAS.....</b>	<b>62</b>

## RESUMEN

Las aves presentan un repertorio vocal que emplean en una variedad de contextos conductuales. Durante la incubación de la nidada por el loro corona lila (*Amazona finschi*), la pareja coordina de tal manera que el macho llama a la hembra para salir del nido y ser alimentada. Durante el 2010 y 2011, se grabaron y caracterizaron los llamados de 29 parejas reproductoras en la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala para comprobar si existe variación inter-individual y reconocimiento de pareja en estos llamados. Para la caracterización y la variación inter-individual, se midieron 10 parámetros temporales y de frecuencia sobre análisis espectrales analizando diferencias entre notas e individuos. El llamado del macho a la hembra consta de 18 notas principales (98% de los llamados), mientras la respuesta por las hembras presentaron 8 notas (95% de los llamados). Se encontraron diferencias entre individuos para las notas B, C y la sílaba BCC del macho, y la nota C2 de la hembra. Por último, el experimento de playback mostró que las hembras responden más a las vocalizaciones de sus propios machos, que a los llamados de machos extraños o de otra especie de loro. Posiblemente el loro corona lila presenta una mayor cantidad de vocalizaciones en comparación con otras especies, debido a una diferencia en el método de análisis de notas o a una mayor evolución cultural. Además, la variación inter-individual que presentan machos y hembras permite una correcta coordinación durante el periodo de anidación, reduciendo posibles gastos energéticos de la hembra y el riesgo de dejar sola a la nidada.

## **ABSTRACT**

Birds used a vocal repertoire in many behavioral contexts. During the incubation of eggs or chicks of the lilac crowned-parrot (*Amazona finschi*), the pair coordinates when the male has to call the female in order that she leaves the nest and the male can feed her. During 2010 and 2011, I recorded and characterized the vocalizations of 29 reproductive pairs at the Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala in order to confirm if there were any inter-individual variations as well as any pair recognition from the nesting calling. As far as the characterization and inter-individual variation is concerned, I measured 10 different frequency and temporal parameters on spectral analysis analyzing individual and notes differences. The male calls to females consist of 18 main notes (98% of the vocalizations), whereas the female answer to the male call presented 8 different notes (95% of the vocalizations). I found some differences between individuals for male notes B and C and the syllable BCC, and the female note C2. Finally, the playback experiment shows that females respond with more intensity to calls from their own males, than calls from stranger males or another parrot species. Probably the lilac crowned parrot presents a higher number of vocalizations comparing to other species due to a different vocalization analysis method or a higher cultural evolution. Furthermore, male-and-female inter-individual variation allows a correct coordination during the nesting period, possibly reducing female energetic waste and the risk of leaving the nest alone.

## **INTRODUCCIÓN**

### **Caracterización vocal**

Las aves usan las vocalizaciones en una variedad de contextos conductuales como la atracción de pareja, defensa de territorio y reconocimiento de individuos o miembros de grupo, teniendo un repertorio con vocalizaciones específicas para cada actividad (Catchpole y Slater 1995, Bradbury 2003). Un conocimiento apropiado del tamaño de repertorio de diferentes especies es esencial para entender la evolución de la complejidad en comunicación animal (Botero et al. 2008). El tamaño de repertorio ha sido estimado en grupos animales muy distintos, desde ballenas (Clark 1982) hasta aves (Saunders 1983, Kroodsma y Pickert 1984, Hiebert et al. 1989).

Conocer más acerca del repertorio vocal y su relación con ciertos contextos conductuales contribuirá a la determinación de la función y el uso de las vocalizaciones. Estudios conductuales en psitácidos reportan que estos producen de 8 a 15 distintos tipos de llamado (Hardy 1963, Snyder et al. 1987, Martella y Bucher 1990, Fernández-Juricic et al. 1998b). En el caso de la amazona sudamericana (*Amazona aestiva*), Fernández-Juricic et al. (1998) caracterizaron nueve vocalizaciones diferentes que se producen bajo contextos distintos como conducta agonística, vuelo, alarma, contacto, alimentación y territorialidad.

### **Variación inter-individual**

Las vocalizaciones tienen el potencial de permitir la identificación de aves individualmente (Gilbert et al. 1994). En general, los estudios de reconocimiento en aves se han enfocado en el reconocimiento vocal entre parejas (Speirs y Davis 1991, Lind et al. 1996), entre padres y sus crías (Jouventin et al. 1999), entre vecinos y extraños (Phillmore et al. 2002, Lovell y

Lein 2004) y en menor medida entre hermanos (Wanker et al. 2005). Por otro lado, considerando que muchas especies son difíciles de seguir de forma individual, se pueden emplear métodos cualitativos y cuantitativos para distinguir características vocales y así distinguir entre individuos en los monitoreos (Gilbert et al. 1994). Por lo tanto, la identificación individual permite medir parámetros demográficos importantes como tasas de sobrevivencia y reclutamiento entre temporadas y la fidelidad de sitio (Gilbert et al. 1994, Peake et al. 1998). Por ejemplo, la variación individual en vocalizaciones ha sido aplicada para estimar el tamaño poblacional del búho real (*Bubo bubo*; Grava et al. 2008), el avetoro común (*Botaurus stellaris*; Gilbert et al. 1994) y la chocha perdz (*Scolopax rusticola*; Hoodless et al. 2008). Así mismo, las vocalizaciones son empleadas para determinar otros aspectos conductuales, por ejemplo Delport et al. (2002) determinaron que los individuos del cárabo africano (*Strix woodfordii*) mantienen consistencia en las vocalizaciones durante un periodo largo de tiempo, que permite evaluar su residencia en territorios, uso del hábitat, así como el movimiento poblacional.

En psitácidos, la variación inter-individual en sus vocalizaciones podría ofrecer una herramienta para realizar estudios poblacionales y estudios comparativos taxonómicos o filogenéticos dentro de la misma población o con otra especie, permitiendo realizar clasificaciones en base a sus vocalizaciones. Los psitácidos presentan complejidad en su estructura social, en los mecanismos de producción de sonido, en los contextos sociales en que se desarrolla la comunicación y en los mecanismos temporales y neuronales del aprendizaje vocal (Bradbury 2003, Jarvis 2004). Dentro de la complejidad social, el reconocimiento inter-individual está generalmente relacionado a ser un prerrequisito para establecer y mantener un sistema social complejo, ya que éste es esencial para la

coordinación de forrajeo, de cohesión del grupo y de esfuerzos reproductivos requeridos para una reproducción exitosa (Wright 1996, Wanker et al. 2005, Guerra et al. 2008). Sin embargo, pocos estudios han evaluado la variación inter-individual en las vocalizaciones de los psitácidos.

### **Experimentos de playback**

La mayoría de los experimentos de playback realizados en aves se realizaron en paseriformes, siendo el objetivo principal investigar el reconocimiento vocal individual (Falls 1992). Por ejemplo, las hembras del jilguero norteamericano (*Carduelis tristis*) reconocen vocalmente a sus machos por sus llamados de vuelo (Mundinger 1970), hembras y machos del estornino pinto (*Sturnus vulgaris*) se reconocen individualmente por canto (Gentner et al. 2000) o también el reconocimiento vocal de vecinos en el troglodita ventribarrado (*Thryothorus pleurostictus*; Molles y Vehrencamp 2001). En especies sociales no paseriformes como los psitácidos, se ha encontrado que son capaces de reconocer compañeros sociales por experimentos de playback empleando pistas acústicas tanto en condiciones controladas de laboratorio como en vida silvestre. Por ejemplo Wanker et al. (2005), utilizando experimentos de playback en laboratorio, encontraron que adultos del periquito de anteojos (*Forpus concipillatus*) respondían más a su pareja que a otros individuos y que los individuos sub-adultos reconocían a sus hermanos aún después de llegar a la etapa adulta. Otro estudio basado también en playback en laboratorio, observó que los periquitos australianos (*Melopsittacus undulatus*) pueden discriminar entre una variedad de llamados y tienen la capacidad auditiva para aprender, recordar y detectar a diferentes individuos por su llamado de contacto (Farabaugh y Dooling 1996). Sin



embargo, estos experimentos fueron realizados en laboratorio, por lo que existen factores naturales imposibles de controlar o reproducir, por ejemplo el estado anímico en que se encuentra la hembra o la propagación de sonido en el ambiente.

Por otro lado, estudios de playback en campo, determinaron que las galas (*Eolophus roseicapillus*) y cacatúas (*Calyptorhynchus funereus latirostris*) reconocen a sus crías y sus parejas por llamados de contacto durante la temporada reproductiva (Rowley 1980, Saunders 1983). Además, estudios cuantitativos en el campo con el llamado de contacto del loro nuquiamarillo (*Amazona auropalliata*; Wright 1996) y el llamado de ladrido de la cotorra-serrana occidental (*Rhynchopsitta pachyrhyncha*; Guerra et al. 2008) encontraron variación inter-individual vocal, aunque el tema principal de estudio fue variación geográfica, por lo que no determinaron la consistencia de dicha variación inter-individual ni su persistencia en el tiempo. Por lo tanto, estudios cuantitativos en vocalizaciones de psitácidos son necesarios para establecer de manera más precisa la variación inter-individual.

### **Loro corona lila (*Amazona finschi*)**

El loro corona lila (*Amazona finschi*) es una especie endémica de México, con distribución en la costa del pacífico. Anida durante temporada de secas, con el ciclo de anidación y la puesta de huevos iniciando a inicios de febrero y teniendo una duración de cuatro meses aproximadamente, terminando en Mayo (Renton y Salinas-Melgoza 1999). Durante la primera etapa del ciclo de anidación, la hembra pasa la mayor parte del día dentro de la cavidad incubando huevos o empollando crías pequeñas (Renton y Salinas-Melgoza 1999). En cambio, el macho visita el nido únicamente en la mañana y la tarde para alimentar a la

hembra (Renton y Salinas-Melgoza 1999). Cuando el macho regresa al nido a alimentar a la hembra, éste al aproximarse y/o al percharse en un árbol o punto alto cercano al nido, llama a la hembra para que ésta salga de la cavidad y, una vez que la hembra ha salido, ambos vuelan en promedio a 400 m del nido (Renton y Salinas-Melgoza 1999). Ambos adultos permanecen fuera del área del nido 12 minutos en promedio, después de los cuales regresan para que la hembra entre de nuevo a la cavidad (Renton y Salinas-Melgoza 1999). El comportamiento de la pareja se modifica cuando las crías eclosionadas son mayores de 20-30 días de edad y termoregulan por sí mismas (Renton 2002), por lo que la hembra sale a forrajear junto con el macho, regresando ambos a la cavidad en las mañanas y tardes a alimentar a las crías (Renton y Salinas-Melgoza 1999).

Por lo anterior, la conducta de anidación del loro corona lila nos indica que debe de existir una correcta coordinación entre macho y hembra para llevar a cabo una reproducción exitosa. Por ejemplo, si la hembra tarda demasiado tiempo en responder al llamado del macho, éste puede ser escuchado por depredadores (como el gavilán patilargo, *Geranoospiza caerulescens*) o por otras parejas en busca de cavidad, por lo que al salir la hembra, queda expuesta la nidada siendo depredados o atacados los huevos o crías (Observación personal). Además, debido a que la hembra en la primera etapa de anidación, pasa la mayor parte del tiempo dentro de la cavidad, los llamados o vocalizaciones parecen ser parte crucial de esta coordinación más que aspectos conductuales visibles.

Por lo tanto, en el presente estudio a) se caracterizarán las vocalizaciones del llamado de anidación de los loros corona lila, b) se determinará si existe variación inter-individual que permita discriminar a las parejas reproductivas de otros individuos por medio de métodos cuantitativos. Por último, los experimentos con playback comprobarán

de manera biológica si existe o no diferencias inter-individuales que permita a las hembras reconocer a su pareja reproductora y realizar una exitosa coordinación reproductiva.

## **HIPÓTESIS**

1. El macho y la hembra del loro corona lila emiten distintos tipos de vocalizaciones que son empleadas durante contextos conductuales en torno al sitio de anidación durante el periodo reproductivo.
2. Existen diferencias inter-individuales en las vocalizaciones del llamado de anidación de los machos a las hembras y la respuesta de éstas que permite discriminar entre individuos reproductores residentes de la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala. La variación de distintos parámetros temporales y de frecuencia en las vocalizaciones dentro del mismo individuo es menor que entre individuos.
3. En los experimentos de playback, las hembras responden de forma más intensa a estímulos de vocalizaciones de su propio macho, de machos extraños y de otra especie.

## **OBJETIVOS**

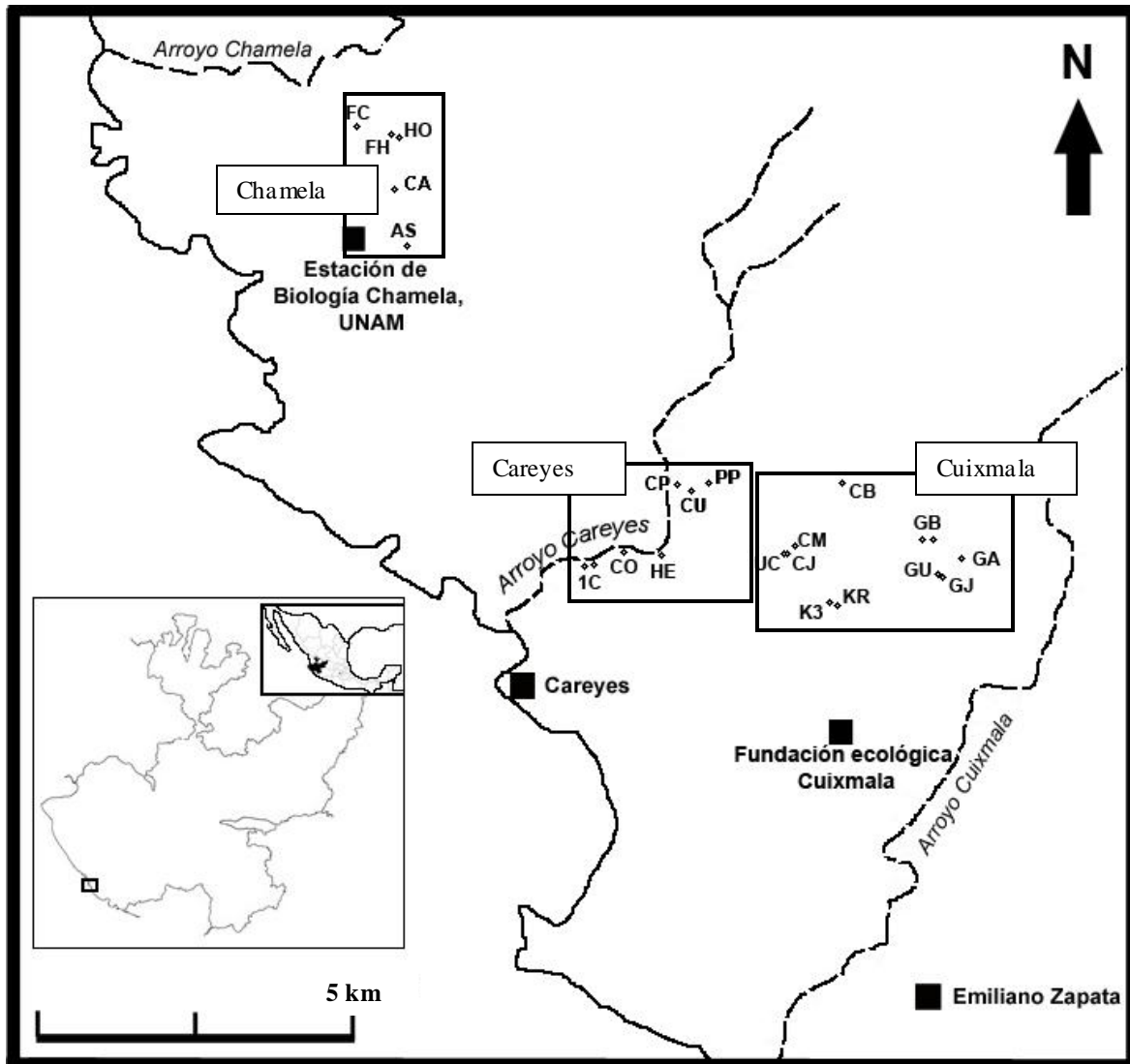
1. Caracterizar el llamado del macho y la respuesta de la hembra que son empleados en la coordinación de la pareja durante las etapas de incubación de los huevos y cuidado de las crías pequeñas.
2. Determinar por métodos cuantitativos si existen diferencias inter-individuales en las vocalizaciones de machos y hembras empleadas en el comportamiento de anidación.

3. Determinar si las hembras son capaces de discriminar por medio de experimentos de playback a los llamados de sus machos de entre otros individuos no relacionados.

## **MÉTODO**

### **Sitio de estudio**

La caracterización de las vocalizaciones y la evaluación de la variación inter-individual se realizaron sobre grabaciones y observaciones de machos y hembras anidando del loro corona lila en el área de Chamela, en el área cercana al río Careyes y al área de Cuixmala, todas dentro de la Reserva de la Biosfera de Chamela-Cuixmala, en la costa de Jalisco, México (Figura 1). La vegetación de la región es el bosque tropical seco con un clima tropical subhúmedo de una marcada estacionalidad en precipitación. La temporada de lluvias abarca de julio a octubre, y la de secas de noviembre a finales de junio (Bullock 1986). Las grabaciones se realizaron en los años 2010 y 2011 durante los meses de febrero a mayo, periodo que comprende el periodo de anidación del loro corona lila (Renton y Salinas-Melgoza 1999, 2004). La intención de grabar a los pericos durante su periodo reproductivo es asegurar que se registran individuos residentes, evitando grabar individuos migratorios de otras regiones geográficas y por lo tanto, que pudiera existir variación geográfica.



**Figura 1. Ubicación de los nidos y de las áreas de grabación del loro corona lila dentro de la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala.**

### **Obtención de grabaciones**

Se realizaron las grabaciones acústicas y las observaciones conductuales durante las mañanas (0730-1100 hrs) y tardes (1700-1900 hrs), periodo en el cual los loros se encuentran más activos y visitan los nidos con mayor frecuencia (Renton y Salinas-Melgoza 1999, Salinas-Melgoza y Renton 2005). Todas las grabaciones y las observaciones

conductuales se realizaron a poca distancia de los sitios de anidación (15-30 m) en sitios poco visibles para los loros (debajo de ramas, de rocas grandes, detrás de árboles) en completo silencio y poco movimiento. Además, se arribó a los sitios aproximadamente 30 minutos antes de que el macho regrese a alimentar a la hembra para evitar cualquier tipo de perturbación del observador.

### **Análisis acústico**

Las grabaciones fueron guardadas en formato 16 bit.wav en tarjetas de memoria Compact Flash (PMD 670 y 660) y Secure Digital (H4N), con una tasa de muestreo de 44.1 kHz y 48 kHz. Estos ajustes permiten tener una correcta resolución de las grabaciones, para realizar análisis detallados sobre espectrogramas o derivados espectrales. Posteriormente se remuestrearon las grabaciones en SIGNAL 5.10.28 (Beeman 2004) o Goldwave 5.57 (GoldWave Inc.) a una tasa de muestreo de 44.1 kHz para homogeneizar las grabaciones. Las grabaciones se realizaron con tres diferentes grabadoras digitales portátiles: Zoom H4n (Zoom Corporation) en el 2010 y Marantz PMD 670 y Marantz PMD 660 en el 2011, empleando un micrófono direccional largo Sennheiser ME66 03285 (Sennheiser Electronic) con un soporte de pistola anti-vibración. Los parámetros de grabación fueron los mismos en las tres grabadoras, por lo que se espera que no existan diferencias en las grabaciones relacionada al uso de diferentes grabadoras. Las grabaciones obtenidas se visualizaron por medio de espectrogramas obtenidos en Raven 1.4 (Cornell Laboratory of Ornithology, Nueva York) en los cuales primero se seleccionó y posteriormente se recortó todas las notas emitidas por los individuos con 20 ms previos y posteriores. Se consideró como nota a un sonido corto no interrumpido por silencio (Fernández-Juricic et al. 1998b) y

una sílaba como un conjunto de notas que, de acuerdo a la sintaxis, se acompañan constantemente. Los espectrogramas fueron visualizados con características de tamaño de ventana Hann de 512 muestras, 3 dB de filtro de ancho de banda a 124 Hz, celda de frecuencia (tamaño DFT 512 muestras), un espaciado de celdas de 86.1 Hz, una celda de tiempo (tamaño de salto de 51 muestras), un solapamiento de 90% y un esquema de colores fríos. Finalmente, las notas recortadas fueron agrupadas con base en la similitud espectrográfica y al contexto conductual en que fue emitida.

Para la caracterización de vocalizaciones y la variación inter-individual, se consideraron 9 diferentes parámetros espectrales y temporales para las notas como frecuencia promedio (Hz), promedio, ganancia y varianza de tono (Hz), varianza de entropía de Wiener, modulación de frecuencia promedio o FM promedio (deg), varianza de modulación de la amplitud o varianza AM (1/ms) y continuidad espectral (tiempo total – ms-y frecuencia promedio –Hz-) (Cuadro 1); mientras que para la sílaba B-C-C se consideraron, además de éstas 9 variables, 2 variables más como tiempo entre notas B-C (ms) y tiempo entre notas C-C (ms). Las medidas se tomaron sobre las notas recortadas convertidas a derivados espectrales (Cuadro 1) utilizando el programa Sound Analysis Pro 2A.04 (Tchernichovski et al. 2000, 2004). Se consideró nota como un sonido constante, representado en el espectrograma, separado de otras notas por un espacio de tiempo y que puede presentarse sola o acompañada de otras notas.

**Cuadro 1. Definiciones de variables utilizadas para el análisis (Tchernichovski et al. 2000, 2004)**

<b>Variable</b>	<b>Definición</b>	<b>Unidad de medida</b>
<b>Derivados espectrales</b>	Los sonogramas tradicionales representan el poder del sonido en un plano de tiempo-frecuencia, mientras los derivados espectrales representan el cambio de poder.	N/A
<b>Frecuencia promedio</b>	La frecuencia promedio reemplaza el pico de frecuencia. En contraste al pico de frecuencia, el promedio provee una estimación más exacta del centro de poder derivado. Además, el promedio no se “apega” a ningún trazo de frecuencia, como ocurre con el pico de frecuencia.	Hertz (Hz)
<b>Tono</b>	Es calculada como el pico cepstrum (calculada del espectro del derivado del espectro). Es una medida del periodo de oscilación y es determinada por el periodo de un sonido.	Hertz (Hz)
<b>Ganancia de tono</b>	Es el pico del derivado-cepstrum calculado para el tono armónico. Es una medida que mide que tan periódico es el sonido.	N/A
<b>Entropía de Wiener</b>	Es un número puro definido como el radio del promedio geométrico al promedio aritmético del espectro. Es una medida del tamaño y uniformidad del poder del espectro o la aleatoriedad que puede ser aplicada a los sonidos.	N/A



<b>Modulación de frecuencia</b>	Es el componente angular de los derivados del tiempo y frecuencia cuadrados. Se estima basado sobre los derivados de tiempo y frecuencia a través de frecuencias.	deg
<b>Modulación de amplitud</b>	Es el poder general del tiempo derivado a través de todas las frecuencias dentro de un rango.	1/t
<b>Continuidad espectral</b>	Se consideraron dos variables, tiempo total y frecuencia promedio.	(ms) y (Hz)

### **Caracterización del llamado de anidación de machos y hembras**

Se registraron dos llamados, el llamado del macho a la hembra y la respuesta de la hembra al macho en sus sitio de anidación. Para ambos llamados, se grabaron las vocalizaciones emitidas, registrando el contexto conductual en que se realizaban. Se emplearon las notas individuales recortadas a partir del análisis acústico, clasificándolas de acuerdo a sus características espectrográficas y a la conducta en que fueron emitidas, para posteriormente calcular su porcentaje de emisión en relación al total de notas emitidas. Además, se describieron las conductas en que fueron emitidas las notas, tanto para machos como para hembras en periodo reproductivo.

### **Variación inter-individual**

Para evaluar la variación inter-individual, se utilizaron sólo los llamados del macho a la hembra y las vocalizaciones de respuesta de la hembra durante la anidación, por lo que aseguramos registrar correctamente la identidad de cada individuo durante la temporada reproductiva evitando la pseudoreplicación. En la temporada reproductiva de 2010 se

registraron vocalizaciones de 8 machos y 7 hembras diferentes en sus nidos, mientras en 2011 se registraron 15 hembras y 21 machos diferentes. Para el análisis de variación inter-individual se emplearon las mismas grabaciones obtenidas para la caracterización del llamado del macho y la respuesta de la hembra. Una vez realizada la caracterización, se utilizaron las notas más comunes y frecuentes emitidas por machos y hembras para comprobar si existía variación inter-individual. Se tomaron 10 grabaciones de buena calidad (poco ruido de fondo) de las notas más comunes y frecuentes por individuo de los nidos muestreados para el 2010 y 2011. Tomar sólo 10 notas al azar por cada individuo permite homogeneizar la muestra y evitar un efecto por desajuste de muestras.

### **Experimentos de playback**

Debido a que durante el cuidado de crías pequeñas la hembra pasa la mayor parte del tiempo dentro de la cavidad y sólo sale cuando el macho la llama para alimentarla, se eligió el momento previo a la visita del macho a la hembra para realizar el experimento, por lo que sólo hembras fueron probadas. Los experimentos de playback se realizaron con 5 diferentes hembras en sus respectivos nidos durante el 2011 en el área de Cuixmala dentro de la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala.

Para realizar las pruebas, se realizaron pistas de audio utilizando el programa Audacity 1.3.12 Beta (<http://audacity.sourceforge.net/>) que consistían en 2 minutos iniciales de silencio, seguido de grabaciones en orden aleatorio del llamado del macho focal, de un macho extraño, y de un control utilizando una grabación de llamado en vuelo de otra especie de loro (en este caso el loro cabeza amarilla, *Amazona oratrix*). Las grabaciones utilizadas de los machos llamando a la hembra fueron obtenidas en el 2011. El

llamado del macho focal fue el empleado por la pareja de la hembra, mientras que todas las hembras fueron sujetas al mismo llamado de macho extraño, eligiendo el llamado de un macho del área de Careyes. Esto último además de eliminar cualquier variación provocada por utilizar diferentes machos extraños en el experimento, también evita cualquier efecto de habituación por parte de las hembras al no tratarse de un macho vecino para la hembra a prueba (Figura 1). Se utilizaron grabaciones naturales con una duración de 2 minutos para cada grabación del macho focal, extraño y el control, con un espacio de silencio entre estas de igual longitud, para un total de 12 minutos de pista de prueba. Se hicieron tres pistas de prueba, cambiando el orden de presentación de las vocalizaciones de macho focal, extraño y el control entre las tres pistas. Las hembras focales, con las que se realizó el experimento, se sometieron a las 3 pistas de prueba dejando 2 días de espacio entre cada prueba para evitar la habituación, para un total de 6 días totales de duración de la prueba.

Los experimentos fueron realizados utilizando una bocina con amplificador de campo SME-AFS (Saul Mineroff Electronics, Inc.) a 15-30 metros del árbol focal. La bocina se colocó arriba en las ramas de un árbol vecino evitando que girara en el aire, de tal manera que la bocina quedó en dirección al nido y las reproducciones fueron dirigidas a la entrada de la cavidad, lugar donde se encontraba la hembra. Para reducir la perturbación a la hembra, la bocina se colocó un día antes de las pruebas y se dejó en el sitio durante los 6 días que duró el experimento. El volumen de las bocinas se estableció con ayuda de un medidor de nivel de sonido Realistic (Radioshack) midiendo la intensidad de sonido del llamado del macho en la naturaleza a 15 metros y posteriormente estableciendo la misma intensidad de sonido en la bocina a la misma distancia.

El experimento se realizó durante las tardes (1600-1800 hrs) previo al arribo de los machos focales en los meses de abril y mayo, cuando la mayoría de los nidos presentan crías pequeñas y se reduce el riesgo de que las hembras pudieran abandonar los huevos. Para la respuesta de la hembra ante el estímulo se registraron, en un sitio oculto fuera de la vista de la hembra y lejos de la bocina, respuestas conductuales (número de veces que se asoma de la cavidad, si sale cuerpo completo o si sale volando lejos o a la bocina) y respuestas vocales (número de llamados). Posteriormente, dependiendo de la respuesta natural de la hembra, se calificó en un rango de 0 a 8 la respuesta de las hembras ante el experimento (Speirs y Davis 1991), donde: 0 = No existió respuesta alguna; 1= La hembra sacó la cabeza; 2= la hembra sacó la cabeza y volteó a la bocina; 3= La hembra sacó el cuerpo; 4= La hembra vocalizó; 5= La hembra salió volando de la cavidad; 6= La hembra salió volando de la cavidad y vocalizó; 7= La hembra voló a la bocina y 8= La hembra voló a la bocina y vocalizó.

## **Análisis estadístico**

### Caracterización de llamados de macho y hembra

Para la caracterización del llamado del macho y las vocalizaciones de respuesta de la hembra, se muestrearon las notas más representativas de machos y hembras por separado, tomando 20 vocalizaciones de cada nota aleatoriamente de los 30 nidos muestreados. Para las variables cuantitativas de las vocalizaciones del macho, se evaluó la normalidad de los datos encontrando que duración de la sílaba, tono promedio, FM promedio, varianza de tono, varianza de entropía y varianza AM no presentaron distribución normal, mientras que entropía promedio, ganancia promedio de tono y frecuencia promedio de tono presentaron

distribución normal (prueba de Kolmogorov-Smirnov). Para la hembra, sólo las variables cuantitativas duración de la sílaba y variación de entropía no presentaron distribución normal (prueba de Kolmogorov-Smirnov). Después, se aplicó un análisis de componentes principales para reducir las 9 variables cuantitativas en componentes multivariados y tomando los primeros 3 o 4 componentes que explicaban por lo menos el 75 % de la variación de los datos, se aplicó una ANOVA o en su defecto un no paramétrico Kruskal-Wallis con ajuste de Bonferroni ( $P < 0.005$ ) para determinar diferencias significativas entre notas emitidas, por separado, durante el llamado del macho o el llamado de respuesta. Posteriormente, para comprobar si la clasificación de notas realizada visualmente fue correcta, se realizaron comparaciones pareadas entre notas empleando las 9 variables cuantitativas, con un análisis de funciones discriminantes con un coeficiente de función de Fisher y método paso a paso de Wilks's lambda. La prueba es robusta a pesar de que 6 variables cuantitativas no presentaron distribución normal, y los resultados no comprometen a un error, por lo que la violación de este supuesto no implica errores en los resultados (Garnica et al. 1991, Lishman y Nieuwoudt 2003).

#### Variación inter-individual

Para conocer si existía variación inter-individual en los llamados de machos y hembras, se tomaron 10 grabaciones por individuo de las notas individuales o sílabas más comunes (macho: notas B, C y sílaba BCC; hembra: C2). Se realizó primero un análisis de componentes principales para reducir las 9-11 variables en componentes multivariados, seguido por pruebas de ANOVA o en su defecto pruebas Kruskal-Wallis no paramétrica de los primeros 3 o 4 componentes para comprobar diferencias entre individuos.

Adicionalmente a la prueba de ANOVA, se llevaron a cabo dos análisis para evaluar la posible existencia de variación inter-individual. El primer análisis fue el descrito por Wright (1996) y Guerra et al. (2008) donde una vez obtenidas las 10 grabaciones por individuo, se calcularon valores de correlación cruzada de espectrogramas para cada tipo de nota utilizando la ruta CORMAT del programa SIGNAL 5.10.28 (Beeman 2004), con un muestreo de FFT y filtro de paso de banda de acuerdo a la nota o sílaba analizada. Para machos en el 2010, se empleó un muestreo de 256 para las notas B y C y la sílaba BCC, mientras que para el 2011 se empleó un muestreo de 512 para las mismas notas y sílaba. En cuanto al filtro de paso de banda, en ambos años se utilizó un filtro para la nota B de 220-6200 Hz; para la sílaba BCC de 200-6000 Hz y para la nota C de 250-4000 Hz. Para la hembra, en la nota C2, se utilizó en ambos años un muestreo de 256 y un filtro de banda de 200-6500 Hz. Posteriormente, se realizó un análisis de coordenadas principales (ACP) usando los promedios de las 10 grabaciones de las correlaciones cruzadas por individuo para visualizar los patrones de similitud en las matrices de pico de correlación cruzada producidos por el análisis del espectrograma. Para esto se graficaron los primeros dos eigenvectores de cada ACP en un espacio bidimensional. Además, se aplicó una prueba de Mantel (XLSTAT 2010 versión 6.1 - Addinsoft) comparando las matrices resultantes del análisis de correlación cruzada con una matriz hipotética donde la comparación entre el mismo individuo presenta valores de 1 y comparaciones con diferentes individuos presentan valores de 0. En la prueba de Mantel, valores cercanos a 1 nos indicarían una fuerte correlación entre la matriz real e hipotética, lo que se traduciría en diferencias inter-individuales, mientras que valores cercanos a 0 nos indican que no existe correlación entre las matrices y por lo tanto, no existen diferencias inter-individuales.

El segundo análisis se basa en el empleado por Gilbert et al. (1994), Peake et al. (1998), Baker (2000), y Freeman (2000) para conocer variación inter-individual de diferentes especies. Utilizando las 9-11 variables cuantitativas, se realizaron comparaciones pareadas por individuo, utilizando un análisis de funciones discriminantes con un coeficiente de función de Fisher y método paso a paso de Wilks's lambda, obteniendo además las funciones discriminantes canónicas, graficando los dos primeros factores y los centroides grupales resultantes para cada tipo de nota por año. Todas las pruebas estadísticas se realizaron en SPSS versión 17 (SPSS Inc.) y/o XLSTAT 2010 versión 6.1 (Addinsoft).

#### Experimento de playback

Para el análisis de los experimentos de playback, se obtuvo el promedio de los valores de respuesta de la hembra ante los tres diferentes estímulos (macho focal, macho extraño y el control *Amazona oratrix*) en 5 diferentes nidos. Posteriormente, debido a que los datos se distribuyen de manera normal (Prueba Kolgomorov-Smirnov  $P > 0.05$ ), se aplicó una ANOVA de medidas repetidas, comparando la intensidad de respuesta de la hembra ante las tres vocalizaciones de prueba (macho focal, macho extraño, control) y posteriormente un posthoc de Bonferroni ( $\leq 0.005$ ). Se presentan promedio y desviación estándar de las respuestas, con un nivel de significancia de  $P < 0.05$ . Todas las pruebas estadísticas se realizaron en SPSS versión 17 (SPSS Inc.) y XLSTAT 2010-6.1 (Addinsoft).

## **RESULTADOS**

### **1.1 CARACTERIZACIÓN VOCAL DEL LLAMADO DEL MACHO Y LA RESPUESTA DE LA HEMBRA**

Se muestrearon 30 diferentes nidos en los dos años del estudio (9 nidos para el 2010 y 21 nidos para el 2011) obteniendo un total de 3465 vocalizaciones agrupadas en 40 diferentes tipos de notas para los machos y 142 vocalizaciones agrupadas en 16 tipos de notas para las hembras. Sin embargo, muchas notas fueron vocalizadas pocas veces, encontrando que en machos 13 notas y en hembras 8 notas fueron emitidas en sólo una ocasión (0.38% y 5.6% respectivamente del total de vocalizaciones emitidas). Por lo tanto, se decidió no considerar las notas emitidas menos del 10 % de las ocasiones como parte integral del llamado del macho y la respuesta de la hembra. También se incluyeron aquellas notas que eran empleadas para la misma conducta pero presentaban diferencias espectrográficas ligeras, pudiendo considerarse como variaciones de las notas más comunes.

#### **1.1.1 Caracterización conductual del llamado del macho**

A lo que me refiero como llamado del macho es cuando el macho regresa a la cavidad y llama a la hembra, momento en el cual ésta responde saliendo de la cavidad y vocalizando en la mayoría de las ocasiones, para ser alimentada (Renton y Salinas-Melgoza 1999). Este llamado del macho a la hembra puede ser dividido en tres partes:

**Llamado inicial.** Se realiza por el macho aún en vuelo aproximándose al nido. En esta parte del llamado generalmente se realizan dos grupos de notas, las notas introductorias y las notas principales. Las notas introductorias son 6 (M, R, A2, D4, Z4 y D5), que se caracterizan por ser de larga duración (Cuadro 2), con un sonido parecido a *GU'RRU'UÍP*



y que pueden o no ser emitidas (Figura 2A). Las notas principales son generalmente 9 (de menor duración que las notas introductorias) siendo cuatro las más comunes: las notas A, B, C y el variante en vuelo C2, que es parecida a la nota C pero difiere en la armónica fundamental que presenta una disminución en la frecuencia. Generalmente la nota C y C2 van precedida por la nota B y ocasionalmente por la nota A en grupos que van de 1 a 9 notas C. Además, en este grupo también se vocalizan en menor frecuencia las notas F, J, K, J4 y la nota H5 (Figura 2B). Si la hembra responde a las notas introductorias y sale de la cavidad, entonces sólo las notas principales F, J, K, J4 y H5 no son emitidas, ya que pueden emitir las notas A, B, C y C2 ya que son emitidas también en la respuesta del macho a la hembra (*ver* respuesta del macho a la hembra).

**Cuadro 2. Promedio de las 9 variables cuantitativas para las 18 notas más comunes del llamado del macho.**

	<b>Duración</b>	<b>Tono</b>	<b>FM</b>	<b>Entropía</b>	<b>Ganancia</b>	<b>Frecuencia</b>	<b>Varianza</b>	<b>Varianza</b>	<b>Varianza</b>
	<b>sílaba</b>	<b>promedio</b>	<b>promedio</b>	<b>promedio</b>	<b>promedio tono</b>	<b>promedio</b>	<b>de tono</b>	<b>entropía</b>	<b>AM</b>
<b>NOTAS</b>	<b>(ms)</b>	<b>(Hz)</b>	<b>(deg)</b>		<b>(Hz)</b>	<b>(Hz)</b>	<b>(Hz)</b>		<b>(1/ms)</b>
<b>C (n=20)</b>	71.6	79.2	317.8	195.4	43.4	149.9	68.6	62.5	82.7
<b>B (n=20)</b>	205.3	63.9	140.3	95.1	82.8	294.5	115.8	196.1	80.3
<b>A (n=20)</b>	223.7	62.7	155.3	94.9	32.5	240.3	149.5	266.4	121.5
<b>F (n=20)</b>	232.9	84.4	106.2	135.1	168.0	192.4	105.2	198.1	207.1
<b>J4 (n=20)</b>	58.4	59.4	63.2	182.5	153.1	31.5	32.4	198.1	269.1
<b>E (n=20)</b>	13.9	21.1	318.5	255.1	109.2	85.6	46.4	28.2	37.8
<b>F5 (n=20)</b>	269.4	172.2	225.9	279.5	212.0	95.5	167.0	266.3	277.4
<b>D (n=20)</b>	47.9	139.4	86.7	217.9	212.1	44.3	102.5	122.6	253.0
<b>H5 (n=20)</b>	205.0	245.8	154.4	220.1	231.7	199.4	239.9	210.6	220.7
<b>J (n=20)</b>	171.6	303.8	245.6	193.7	166.6	308.4	309.6	244.5	190.5
<b>C2 (n=20)</b>	70.1	164.8	301.0	209.2	159.2	142.2	171.1	61.7	122.6

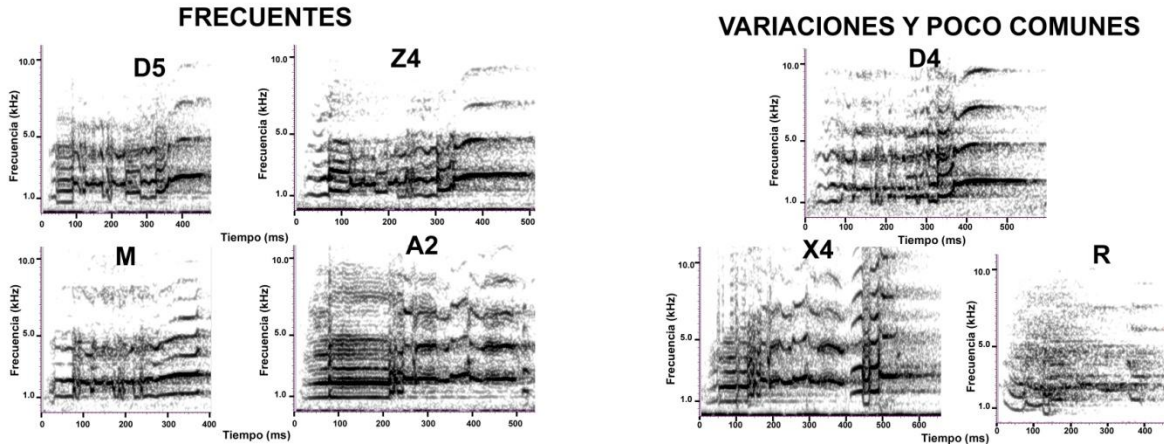
**Cuadro 2. Continuación...**

	<b>Duración</b>	<b>Tono</b>	<b>FM</b>	<b>Entropía</b>	<b>Ganancia</b>	<b>Frecuencia</b>	<b>Varianza</b>	<b>Varianza</b>	<b>Varianza</b>
	<b>sílaba</b>	<b>promedio</b>	<b>promedio</b>	<b>promedio</b>	<b>promedio tono</b>	<b>promedio</b>	<b>de tono</b>	<b>entropía</b>	<b>AM</b>
<b>NOTAS</b>	<b>(ms)</b>	<b>(Hz)</b>	<b>(deg)</b>		<b>(Hz)</b>	<b>(Hz)</b>	<b>(Hz)</b>		<b>(1/ms)</b>
<b>G</b> (n=20)	119.2	284.2	217.6	126.9	223.9	259.3	269.4	262.3	185.2
<b>L</b> (n=20)	156.0	248.2	54.9	176.8	292.6	264.6	301.0	148.9	127.6
<b>Z4</b> (n=20)	313.7	250.6	108.9	93.1	155.3	160.3	211.5	213.5	211.5
<b>K</b> (n=16)	174.1	252.2	171.9	151.2	254.8	199.0	242.2	174.2	176.1
<b>I</b> (n=17)	199.2	196.0	133.5	214.5	217.7	147.9	212.0	191.4	209.8
<b>M</b> (n=14)	306.1	271.8	146.6	78.1	204.6	146.4	199.2	141.6	213.5
<b>N</b> (n=16)	335.4	264.7	124.9	145.6	219.3	118.2	183.4	86.1	118.0

**Llamado principal.** Se presenta cuando el macho se percha a cierta distancia del nido y llama a la hembra, aunque puede no ser emitido si la hembra responde al llamado inicial. Se caracteriza por presentar la mayor cantidad de notas (19 notas). Generalmente, el macho se percha en un árbol cercano y vocaliza hasta 16 notas distintas: A, B, C, C2, F, J4, E, F5, D, H5, J, G, L, K, I y Y3, repitiéndose algunas del llamado inicial (Figura 3A). La sintaxis de estas notas varía considerablemente, los machos no siempre vocalizan todas las notas, variando cada nota y su frecuencia de emisión. Únicamente en el caso de las notas C y C2, la mayoría de las veces va precedida por la nota B, aunque algunas veces puede estar precedida por la nota A, E y F. En ocasiones, el macho inmediatamente llegando al nido o después de realizar el llamado principal, vuela cerca de la cavidad y realiza un tipo de chillido, que son tres notas de larga duración (N+P, V3 y M5) acompañadas o no por dos o tres notas E parecidas a un *GU'GU'GU* gutural (Figura 3B). Posterior a este chillido acompañado de notas E, la hembra sale casi inmediatamente de la cavidad, por lo que puede ser considerado un llamado más específico para que la hembra salga.

## LLAMADO INICIAL

A) Notas introductorias (7):



B) Notas principales (9):

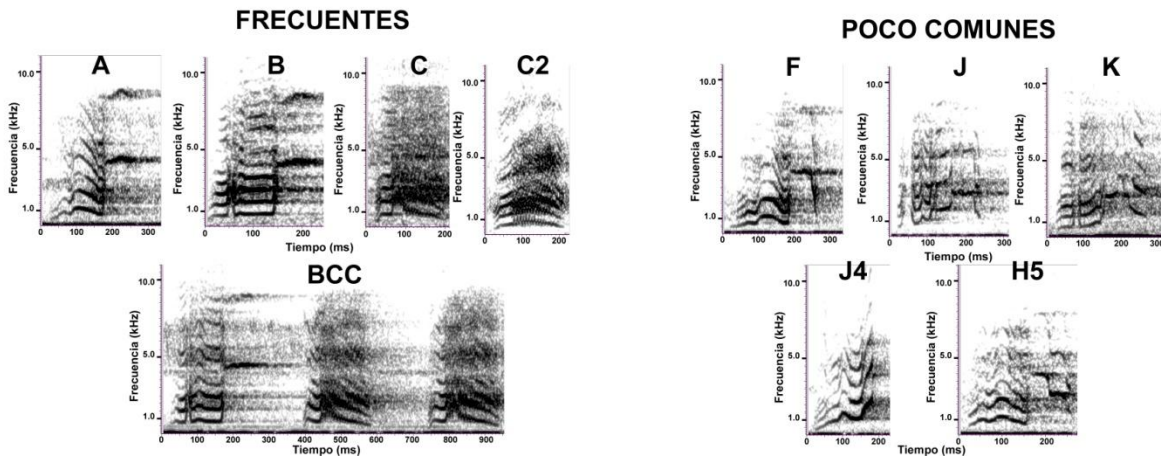
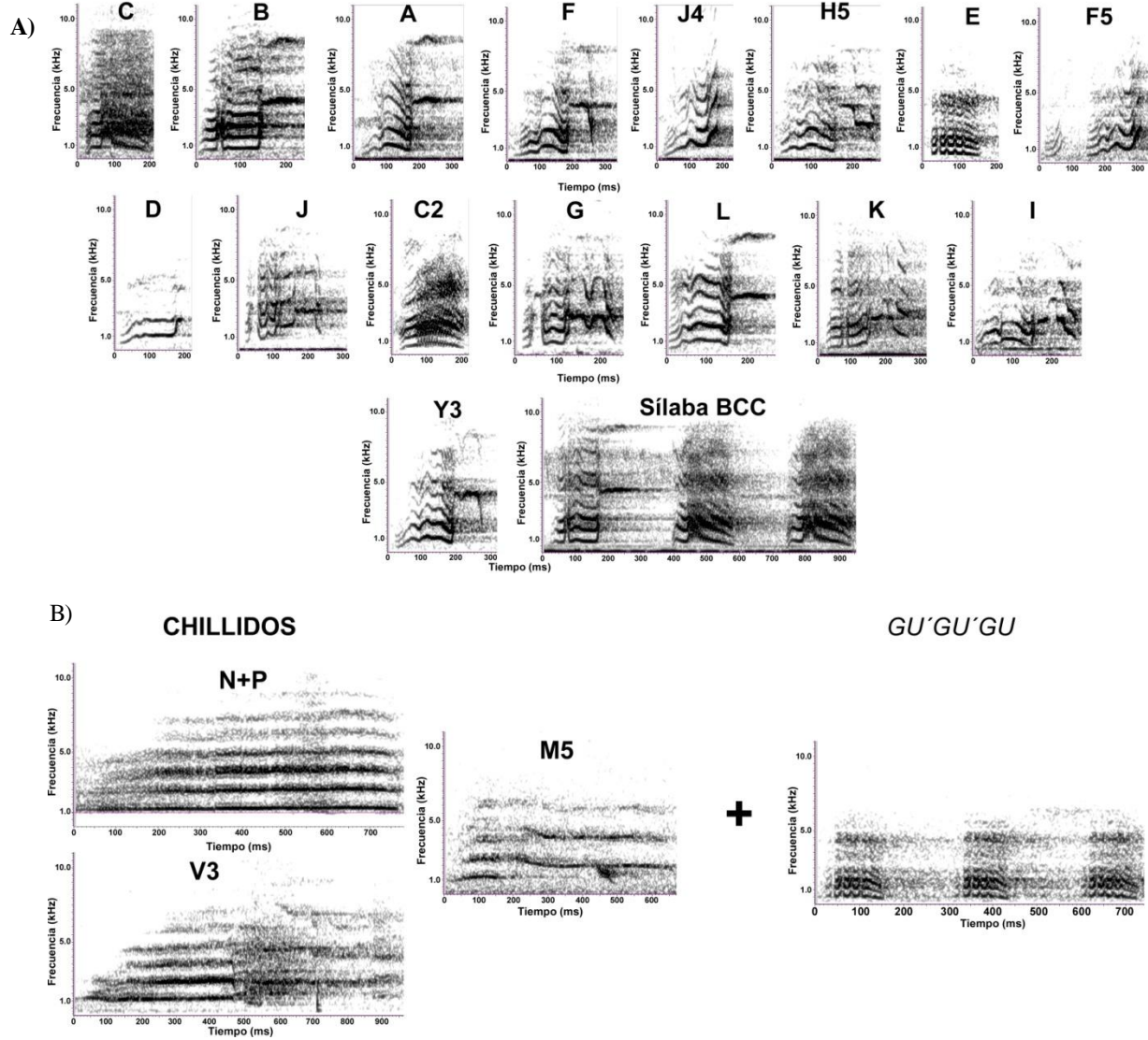


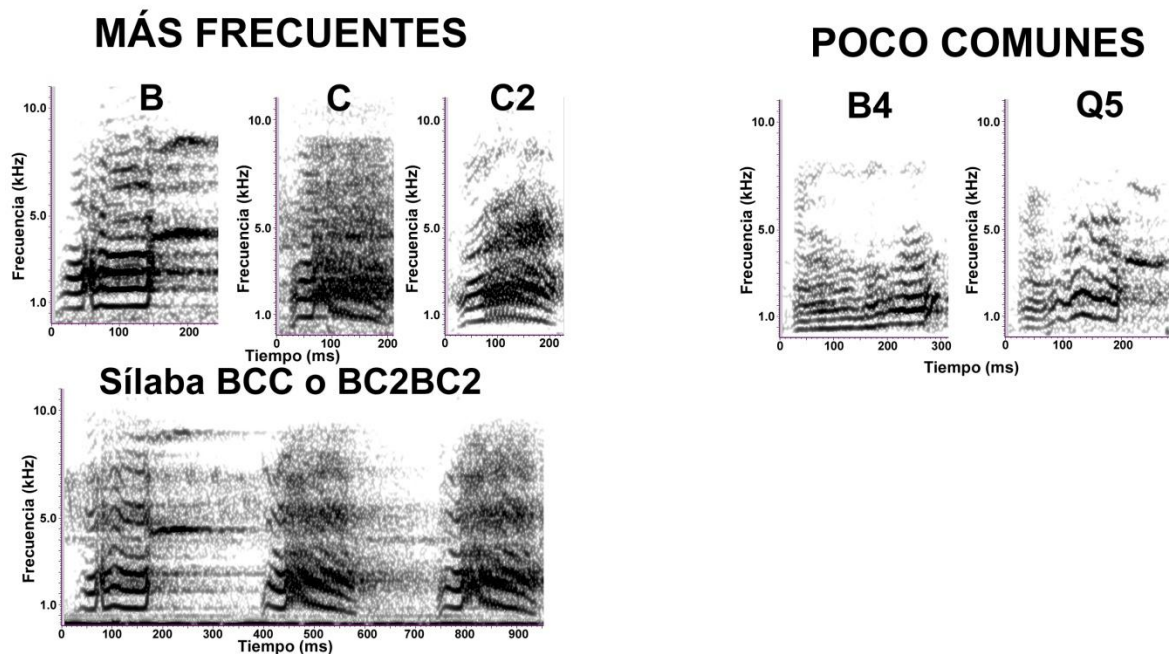
Figura 2. Espectrogramas de las notas emitidas durante el llamado inicial del macho, compuesto por 16 notas diferentes.

## LLAMADO PRINCIPAL



**Figura 3.** Espectrogramas de las notas emitidas durante el llamado principal del macho, compuesto por 19 notas diferentes. A) 16 notas desempeñadas comúnmente. B) Llamado de chillido y 3 notas E posteriores (*GU'GU'GU*). Las sílabas BCC pueden contener un número indefinido de notas C (de 1 a 9).

**Acompañamiento del macho a la hembra.** Se realiza una vez que la hembra sale de la cavidad, por lo que aunque en realidad no es un llamado, es importante mencionarlo debido a su función en acompañar a la hembra en sus vocalizaciones y en vuelo. Son pocas las notas empleadas en respuesta de la hembra, principalmente las notas B, C, C2, B4 y Q5, en donde las notas B, y las sílabas B-C y B-C2 (con número invariable de C y C2) fueron las más comunes, seguidas por la nota B4 y Q5 (Figura 4).

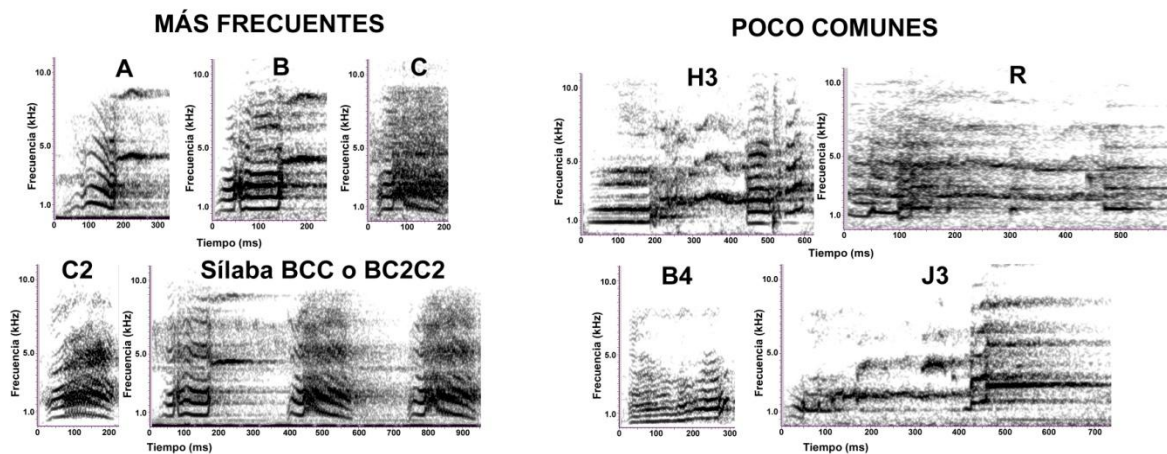


**Figura 4. Espectrogramas de las diferentes notas emitidas durante el acompañamiento vocal del macho a la hembra, compuesto por 5 notas distintas.**

### 1.1.2 Caracterización conductual de la respuesta de la hembra

La respuesta de la hembra al macho se efectúa cuando ésta sale volando de la cavidad a un sitio alejado para ser alimentada por el macho. Este llamado de la hembra es más sencillo que la del macho, ocupando solamente 16 notas de las que 8 fueron emitidas en tan solo una ocasión. De igual manera, la sintaxis varía en la respuesta de la hembra, emitiendo 6

notas (C2, B, C, B4, A y R, Figura 5). Sin embargo, existen algunas notas específicas, por ejemplo, la nota B4 que es usada principalmente como nota introductoria, seguida por notas B, o la nota A seguida por una serie de notas C y C2 (Figura 2B, sílaba BCC). En el 2.11 % y en el 1.41 % las hembras vocalizaron las notas H3 o J3 respectivamente (Figura 5).



**Figura 5. Espectrogramas de las notas emitidas durante la respuesta de la hembra al macho, compuesto por 8 notas diferentes. La sílaba BCC contiene un número indefinido de notas C (de 1 a 9).**

### 1.1.3 Caracterización cuantitativa del llamado del macho

Para los 27 machos estudiados, se clasificaron 40 notas emitidas durante el llamado a la hembra en la anidación, donde 18 notas fueron emitidas al menos 20 veces (98% del total de notas emitidas; Cuadro 3). De estas notas, la nota C fue la más emitida, seguida por la nota B y la nota A (Cuadro 3). Para el análisis de componentes principales de las 9 variables cuantitativas medidas (Cuadro 2), se obtuvieron 4 componentes que explicaron el 77.94 % de la variación de los datos. Se encontraron diferencias significativas para los 4 componentes de las 18 notas del macho (Kruskal-Wallis:  $P < 0.001$ ; Cuadro 4).



Posteriormente el análisis de funciones discriminantes arrojó que el 84 % de las 18 notas fueron correctamente clasificadas empleando las 9 variables cuantitativas, indicando que la clasificación visual y acústica de las notas coincidió en un 84% con la clasificación basada en las mediciones, donde la nota I fue la que obtuvo un menor porcentaje de clasificación con un 64.7%.

**Cuadro 3. Clave de nota, número de veces emitidas y porcentaje de emisión, ordenadas por frecuencia de emisión para las 40 notas encontradas durante el llamado de los machos a la hembra en 2010 y 2011. Se decidió considerar como una sola nota la nota H5 con la E5 y las notas N y P debido a que el análisis discriminantes mostró pocas diferencias entre ellas.**

<b>Nota</b>	<b>Total</b>	<b>%</b>	<b>Nota</b>	<b>Total</b>	<b>%</b>	<b>Nota</b>	<b>Total</b>	<b>%</b>	<b>Nota</b>	<b>Total</b>	<b>%</b>
<b>C</b>	1022	29.60	<b>C2</b>	50	1.45	<b>D5</b>	9	0.26	<b>P5</b>	1	0.03
<b>B</b>	936	27.11	<b>G</b>	36	1.04	<b>Y3</b>	8	0.23	<b>Q</b>	1	0.03
<b>A</b>	251	7.27	<b>L</b>	33	0.96	<b>B4</b>	5	0.14	<b>R</b>	1	0.03
<b>F</b>	221	6.41	<b>Z4</b>	28	0.81	<b>A2</b>	3	0.09	<b>S</b>	1	0.03
<b>J4</b>	219	6.34	<b>K</b>	23	0.67	<b>Q5</b>	3	0.09	<b>T</b>	1	0.03
<b>H5+E5</b>	135	3.91	<b>I</b>	22	0.64	<b>V3</b>	3	0.09	<b>V2</b>	1	0.03
<b>E</b>	113	3.27	<b>M</b>	20	0.58	<b>M5</b>	2	0.06	<b>V4</b>	1	0.03
<b>F5</b>	106	3.07	<b>N+P</b>	20	0.58	<b>D4</b>	1	0.03	<b>W3</b>	1	0.03
<b>D</b>	82	2.37	<b>K3</b>	12	0.35	<b>K5</b>	1	0.03	<b>X3</b>	1	0.03
<b>J</b>	67	1.94	<b>G5</b>	11	0.32	<b>L5</b>	1	0.03	<b>X4</b>	1	0.03

**Cuadro 4. Resultado Kruskal-Wallis realizado a los 4 componentes obtenidos a partir de las 9 variables cuantitativas.**

	Componente 1	Componente 2	Componente 3	Componente 4
<b>Valor</b>	$H = 259.1$	$H = 201.8$	$H = 191.9$	$H = 194.7$
<b>g.l.</b>	17, 325	17, 325	17, 325	17, 325
<b>Nivel</b>	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001
<b>P</b>				

#### 1.1.4 Caracterización cuantitativa de la respuesta de la hembra

Para la respuesta de la hembra, en 2010 y 2011 se muestrearon 22 nidos obteniendo un total de 16 notas emitidas, de las cuales 8 fueron las más frecuentes (Cuadro 5). Para el análisis de componentes principales se obtuvieron 3 componentes que explican un total de 70.4 % de las 9 variables cuantitativas. Se encontraron diferencias significativas en los 2 de los 3 componentes, por lo que existen diferencias entre las 8 notas (ANOVA:  $P < 0.001$ ; Cuadro 6 A, B). El análisis de funciones discriminantes arrojó una correcta clasificación del 90.2%, siendo la nota C la que presentó el menor porcentaje de clasificación con 71.4 % debido a su gran parecido con la nota C2. Entre las notas, la nota C2 fue la más común, seguida por la nota B y la nota C (Cuadro 5).

**Cuadro 5. Clave de nota, número de veces emitidas y porcentaje de emisión, ordenadas por frecuencia de emisión para las 16 notas emitidas como respuesta de la hembra al macho en 2010 y 2011.**

<b>NOTA</b>	<b>N</b>	<b>%</b>	<b>NOTA</b>	<b>N</b>	<b>%</b>
<b>C2</b>	71	50.00	<b>A2</b>	1	0.70
<b>B</b>	38	26.76	<b>F</b>	1	0.70
<b>C</b>	9	6.34	<b>F5</b>	1	0.70
<b>B4</b>	6	4.23	<b>H2</b>	1	0.70
<b>A</b>	3	2.11	<b>J5</b>	1	0.70
<b>H3</b>	3	2.11	<b>K5</b>	1	0.70
<b>R</b>	2	1.41	<b>L</b>	1	0.70
<b>J3</b>	2	1.41	<b>M4</b>	1	0.70

**Cuadro 6. A) Promedio de las 10 variables cuantitativas para las 8 notas de la respuesta de la hembra**

<b>Nota</b>	<b>Duración sílabas (ms)</b>	<b>Tono promedio (Hz)</b>	<b>FM promedio (deg)</b>	<b>Entropía promedio</b>	<b>Ganancia promedio tono (Hz)</b>	<b>Frecuencia promedio (Hz)</b>	<b>Varianza de tono (Hz)</b>	<b>Varianza entropía</b>	<b>Varianza AM (1/ms)</b>
<b>C2 (10)</b>	11.6	14.9	31.9	25.1	19.9	17.1	18.6	14.1	18.3
<b>B (10)</b>	27.4	19.5	8.7	12.8	26.3	33.9	16.8	24.3	16.3
<b>C (7)</b>	11.0	27.2	34.6	33.9	22.1	24.0	25.6	19.4	26.7
<b>B4 (4)</b>	9.9	2.5	11.8	27.0	28.0	3.0	3.8	11.9	14.8
<b>A (3)</b>	29.7	17.3	10.7	9.7	16.3	15.3	24.0	32.8	34.0
<b>H3 (3)</b>	36.3	37.0	16.3	13.3	21.0	13.3	30.7	28.8	27.8
<b>R (2)</b>	38.0	38.0	22.0	27.8	7.5	24.0	36.0	22.3	2.0
<b>J3 (2)</b>	40.5	39.0	20.5	6.5	2.5	18.5	39.0	32.5	39.8

**B) Resultado de ANOVA de los 3 componentes principales comparando entre notas  
(ajuste de Bonferroni:  $P < 0.005$ )**

	Componente 1	Componente 2	Componente 3
<b>Valor</b>	$F = 38.1$	$F = 9.8$	$F = 2.1$
<b>prueba</b>			
g.l.	7, 33	7, 33	7, 33
<b>Nivel <math>P</math></b>	$< 0.001$	$< 0.001$	0.064

**2. VARIACIÓN INTER-INDIVIDUAL**

Para el macho las notas A, B, C y la sílaba BCC (Figura 2) fueron las más comunes, representando un 63.8% del total de notas emitidas. Por su parte en hembras, sólo se utilizó la nota C2 con un 50% de emisión ya que es la única que se tiene suficientes grabaciones de calidad para el 2010 y 2011.

**2.1. Machos**

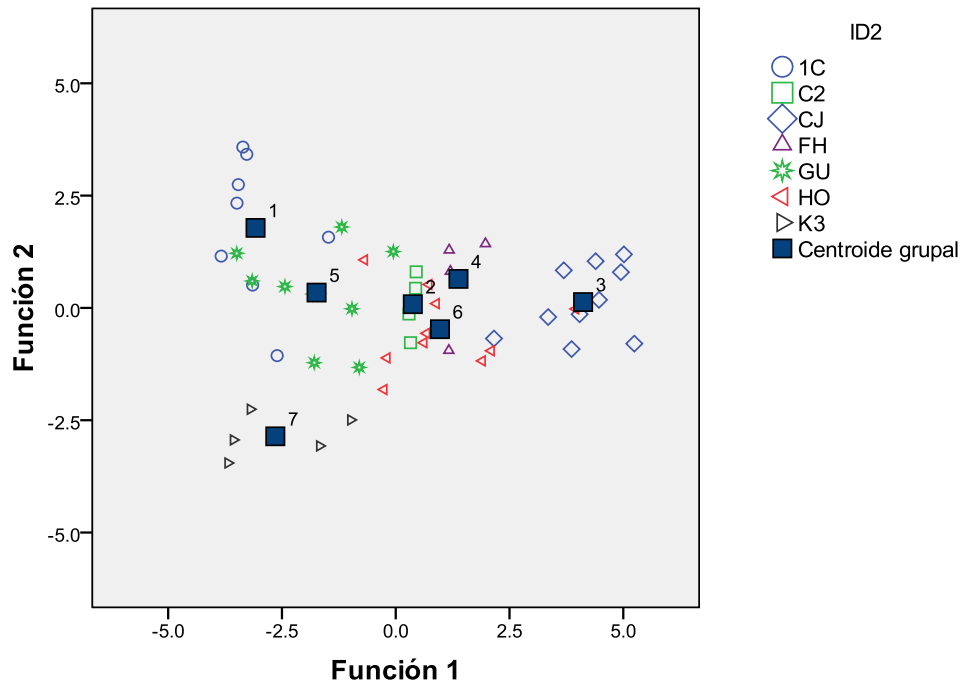
Se analizaron por separado los años 2010 y 2011 de las notas más frecuentes de B, C y la sílaba BCC de los machos. En el 2010, se obtuvieron 4 componentes principales para la nota B y la sílaba BCC explicando el 86 %, y el 80.8 % de los datos respectivamente, y 3 componentes para la nota C, explicando el 71.5 % de los datos. Posteriormente se encontraron diferencias significativas entre los machos en los 4 componentes principales para la nota B, en los 3 componentes para la nota C y en 3 de 4 componentes para la sílaba BCC (Cuadro 7). Para el análisis de funciones discriminantes canónicas mostró que de las 9-11 variables se obtuvo un porcentaje de correcta clasificación de 92.3 % para la nota B,

88.9 % para la nota C y del 100% para la sílaba BCC por individuo (Figura 6). Además, el análisis de correlación canónica muestra diferencias entre los centroides grupales por individuo, mientras que la agrupación por individuo de la sílaba BCC es más clara que con la nota B y C por separado (Figura 6).

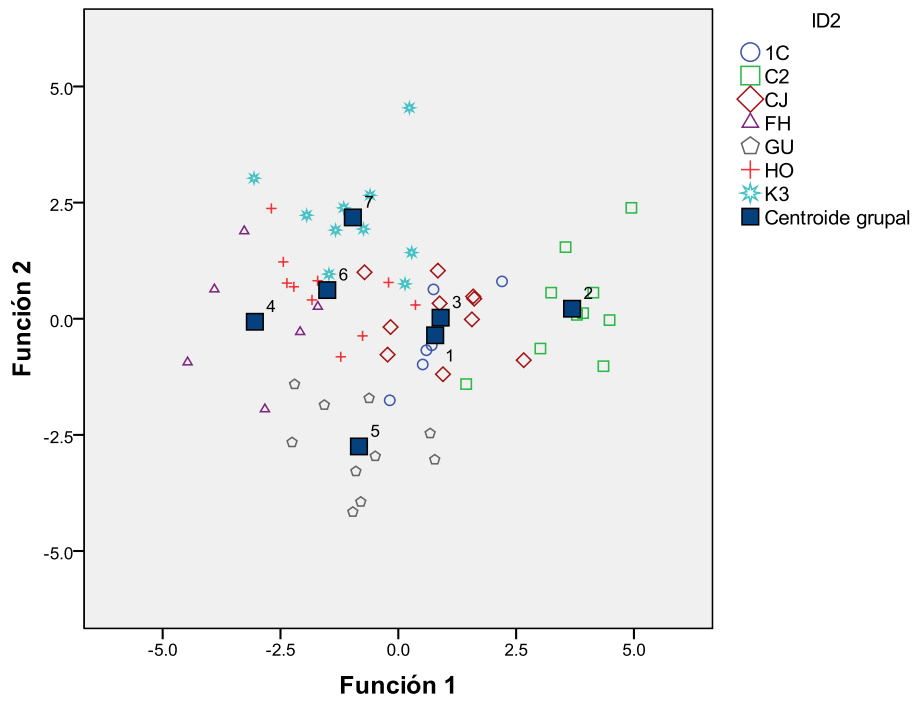
**Cuadro 7. Resultados de la prueba de Kruskal-Wallis comparando entre individuos para los 4 componentes resultantes del llamado del macho en 2010 (Nota B: n= 7 machos - 52 notas; nota C: n= 7 machos - 63 notas y sílaba BCC: n= 5 machos - 25 sílabas). \* $P \leq 0.05$ , \*\* $P \leq 0.01$  y \*\*\* $P \leq 0.001$ ; NS = No significativo.**

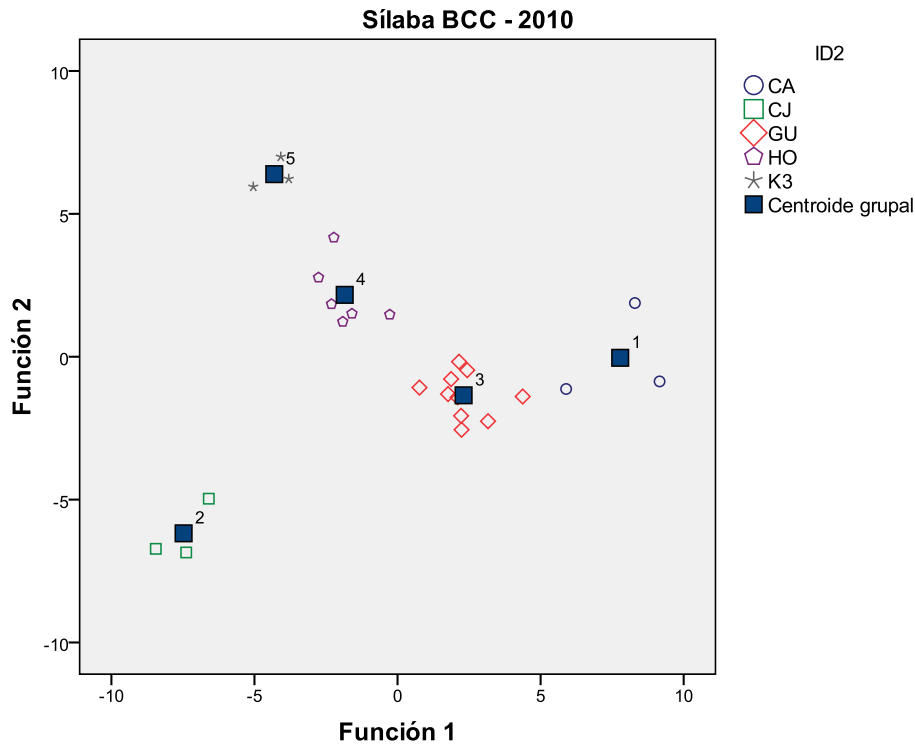
<b>Componente</b>	<b>Nota B</b>	<b>Nota C</b>	<b>Sílaba BCC</b>
	gl = 6	gl = 6	gl = 4
Componente 1	$H = 25.8^{***}$	$H = 20.1^{**}$	$H = 10.9^*$
Componente 2	$H = 21.1^{**}$	$H = 44.4^{***}$	$H = 18.9^{***}$
Componente 3	$H = 24.7^{***}$	$H = 42.3^{***}$	$H = 14.9^{**}$
Componente 4	$H = 18.4^{**}$	-	NS

Nota B - 2010



Nota C - 2010





**Figura 6. Gráficas de los primeros dos factores y los centroides grupales resultantes del análisis de funciones discriminantes canónicas de las 9-11 variables cuantitativas medidas a diferentes machos en 2010 (Nota B: n= 7 machos - 52 notas; nota C: n= 7 machos - 63 notas y sílabo BCC: n= 5 machos - 25 sílabas).**

Para el 2011, el análisis de componentes principales arrojó 3 componentes para las notas B y C y la sílabo BCC, que explican el 70.1 %, 66.5 % y 69.8 % de los datos respectivamente. Además, encontramos diferencias significativas en los 3 componentes para las notas B y C y la sílabo BCC (Cuadro 8). De forma parecida al 2010, en el análisis de funciones discriminantes encontramos que sílabo BCC obtuvo un mayor porcentaje de correcta clasificación con 74 %, seguida por la nota C con 63.3 % y la nota B con un 51.4 % (Figura 6). La gráfica de las dos primeras funciones del análisis de funciones

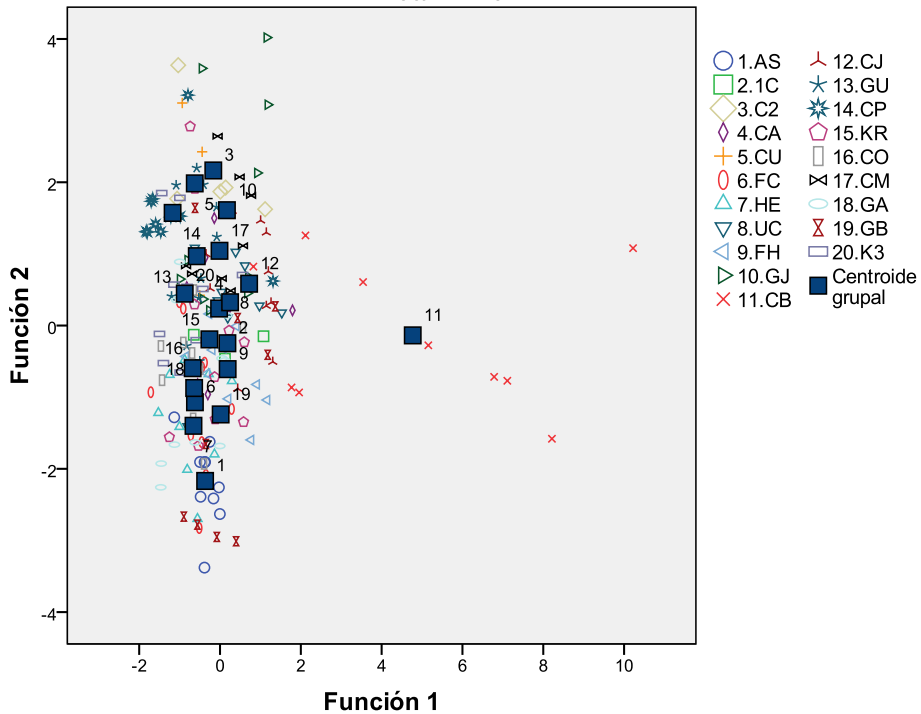


discriminantes canónicas muestra diferencias espaciales entre los centroides grupales por individuo para las notas B y C y la sílaba BCC, aunque las diferencias no son tan claras como en el 2010 (Figura 7).

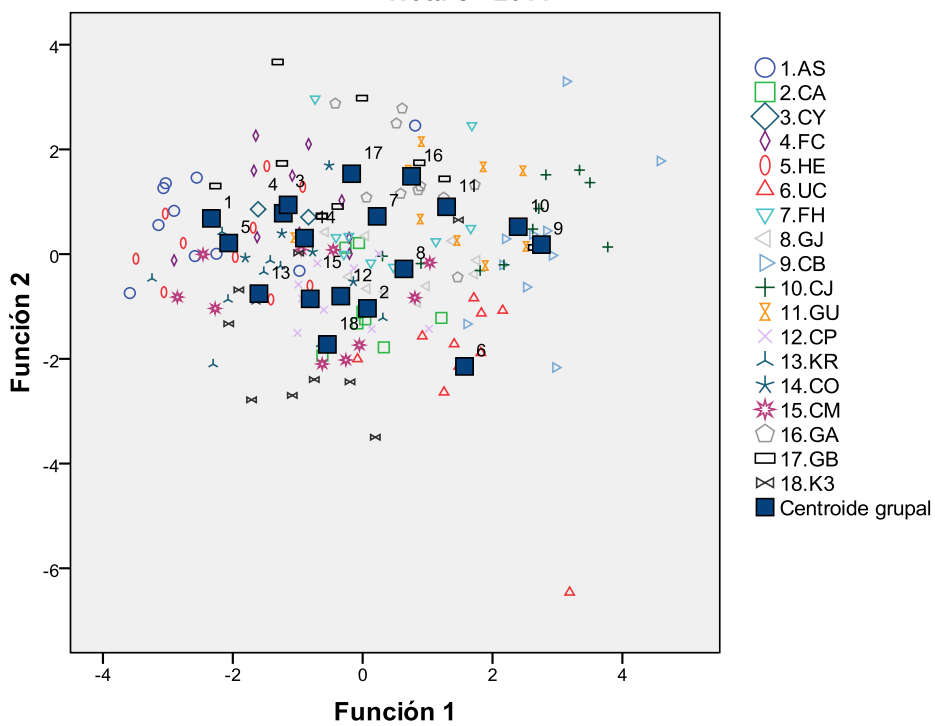
**Cuadro 8. Resultados del análisis de Kruskal-Wallis comparando entre machos para los diferentes componentes principales del llamado del macho para el 2011. (Nota B: n= 20 machos - 177 notas; nota C: n= 18 machos - 166 notas y sílaba BCC: n= 17 machos - 104 sílabas). \* $P \leq 0.05$ , \*\* $P \leq 0.01$  y \*\*\* $P \leq 0.001$ . NS= No significativo.**

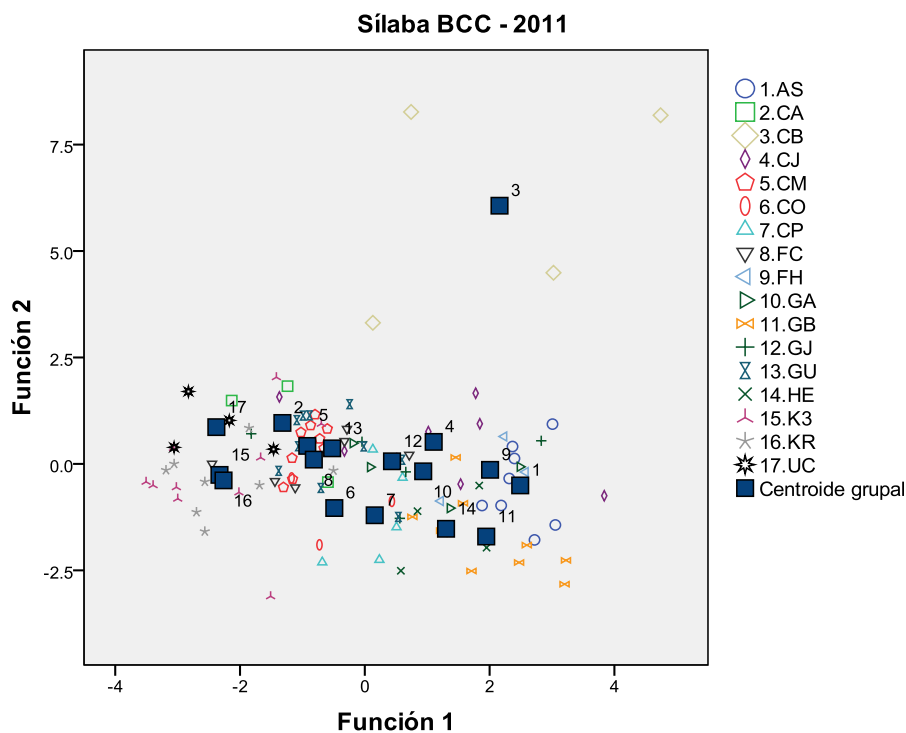
<b>Variable</b>	<b>Nota B</b>	<b>Nota C</b>	<b>Sílaba BCC</b>
	g $\leq$ 19	g $\leq$ 17	g $\leq$ 16
Componente 1	$H= 58.5^{***}$	$H= 71.4^{***}$	$H=62.4^{***}$
Componente 2	$H= 65.8^{***}$	$H= 94.1^{***}$	$H= 53^{***}$
Componente 3	$H= 99.8^{***}$	$H= 39.7^{***}$	$H= 47^{***}$

Nota B - 2011



Nota C - 2011

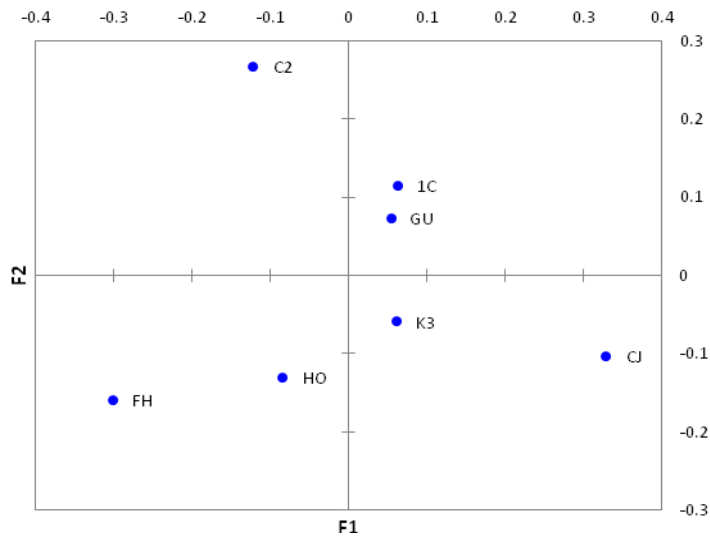




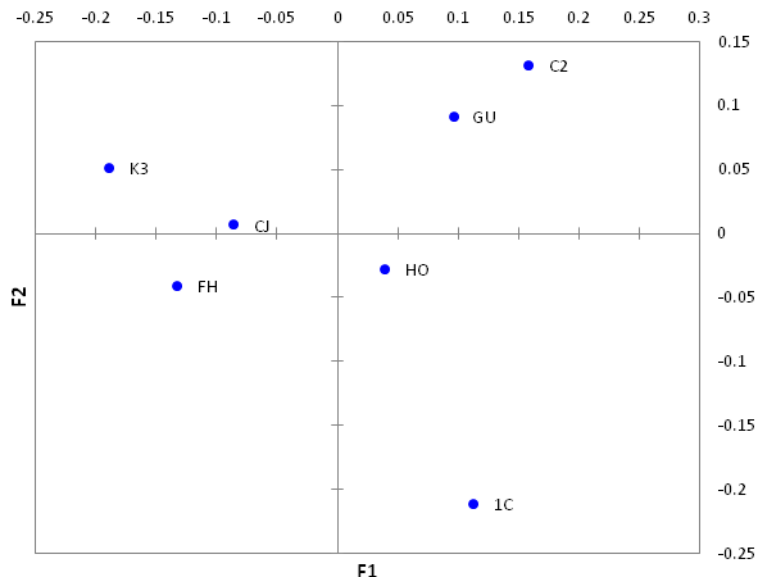
**Figura 7. Gráficas de los primeros dos factores y el centroide grupal resultantes del análisis de funciones discriminantes canónicas de las 9-11 variables cuantitativas medidas a diferentes machos durante el 2011. (Nota B: n= 20 machos - 177 notas; nota C: n= 18 machos - 166 notas y sílabo BCC: n= 17 machos - 104 sílabas).**

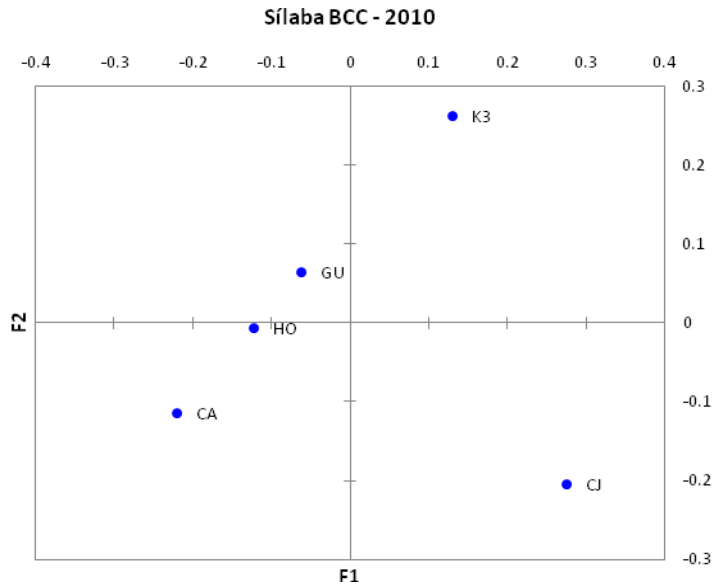
Finalmente, las gráficas del análisis de coordenadas principales (ACP) obtenida de los promedios de las correlaciones cruzadas de espectrogramas muestran separación en el espacio de las notas y sílabo por individuo en el 2010 y en el 2011 (Figura 8, 9). Los resultados de la prueba de Mantel confirman la agrupación con una asociación significativa entre similitud de notas y la identidad del individuo. Los valores de R de Mantel fueron significativos con un valor de  $P < 0.0001$  para el año 2010 (nota B:  $r = 0.301$ , nota C:  $r = 0.389$ , sílabo BCC:  $r = 0.538$ ), y para el 2011 (nota B:  $r = 0.156$ , nota C:  $r = 0.204$ , sílabo BCC:  $r = 0.183$ ).

Nota B -2010

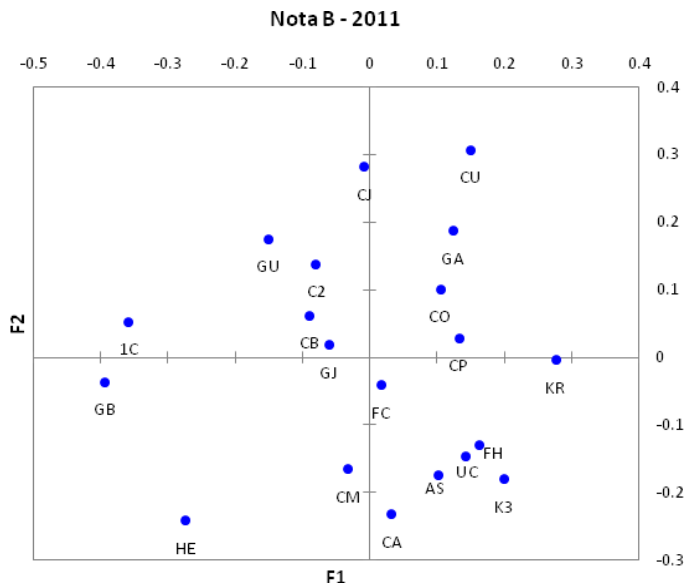


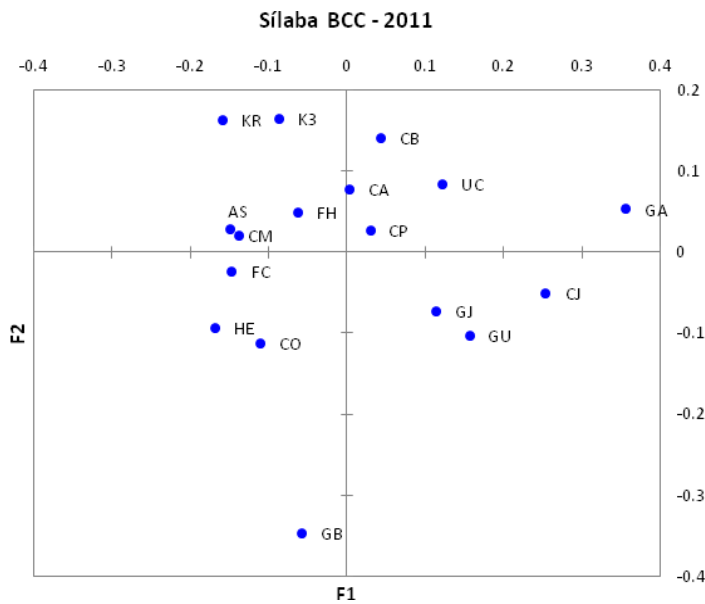
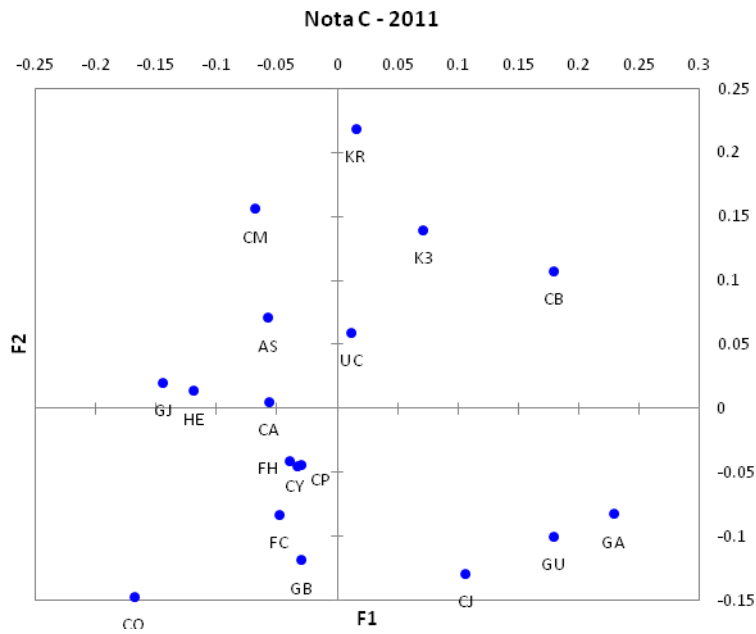
Nota C -2010





**Figura 8. Gráficas mostrando los primeros dos eigenvectores del análisis de coordenadas principales (ACP) del promedio de la matriz de valores de correlación cruzada de espectrograma para las notas B y C y la sílaba BCC en 2010 (B, C y BCC: 256 FTX; filtro de banda específico para cada nota).**





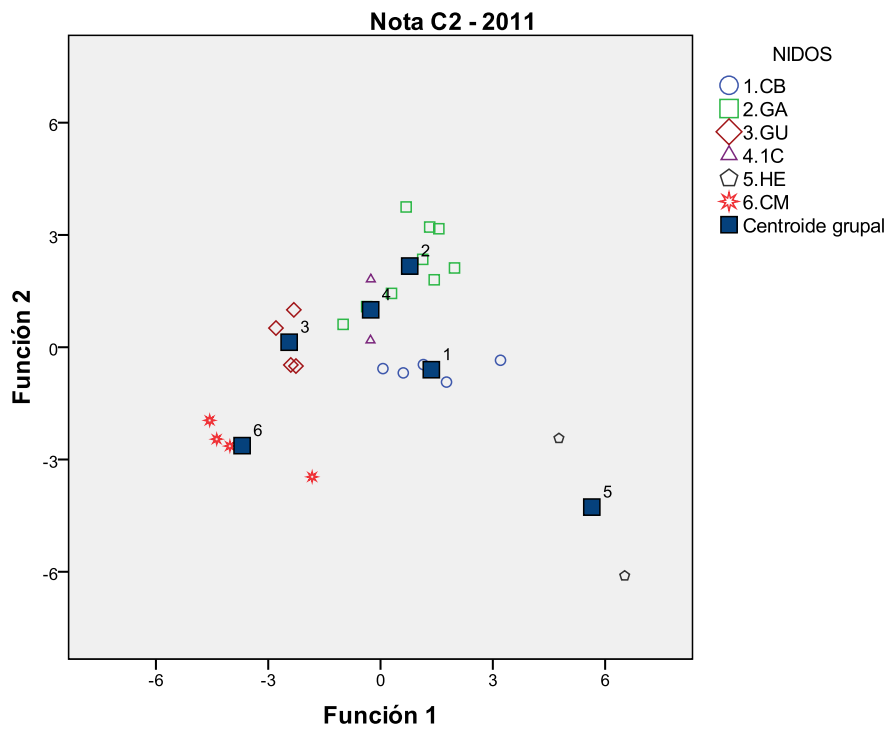
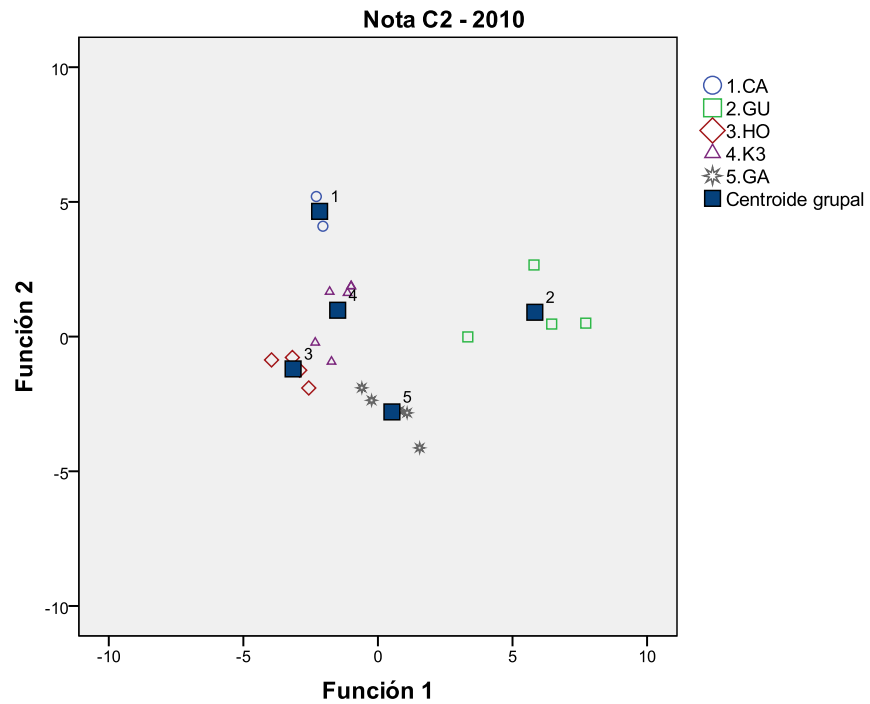
**Figura 9. Gráficas mostrando los primeros dos eigenvectores del análisis de coordenadas principales (ACP) del promedio de la matriz de valores de correlación cruzada de espectrograma para las notas B y C y la sílaba BCC en 2011 (B, C y BCC: 512 FTX; filtro de banda específico para cada nota).**

## 2.2. Hembras

Se analizaron por separado los años 2010 y 2011 de la nota C2 de la respuesta de la hembra. Para ambos años, el análisis de componentes principales redujo a 3 componentes las 9 variables cuantitativas explicando el 79.8 % y el 74 % de los datos respectivamente. Además, para ambos años se encontraron diferencias significativas en 1 de los 3 componentes entre individuos (Cuadro 9). Por otro lado, la gráfica de las dos primeras funciones y el centroide grupal del análisis de funciones discriminantes canónicas mostró una correcta agrupación de los individuos en el espacio, obteniendo además un porcentaje de correcta clasificación de 95.2% para el 2010 y 96.2% para el 2011 (Figura 10).

**Cuadro 9. Resultado del análisis de Kruskal-Wallis comparando la nota C2 de la respuesta de la hembra entre individuos (2010: 5 hembras, 21 notas; 2011: 6 hembras, 26 notas). \* $P < 0.05$ , \*\* $P < 0.01$ , \*\*\* $P < 0.001$ , NS = no significativo.**

Variable	2010 gl= 4	2011 gl= 5
Componente 1	$H= 13.9^{**}$	$H= 19^{**}$
Componente 2	NS	NS
Componente 3	NS	NS

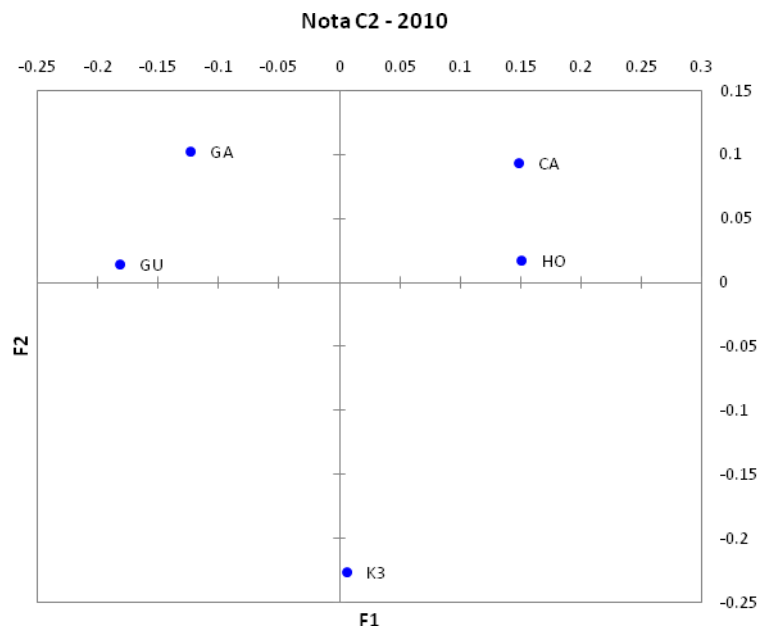


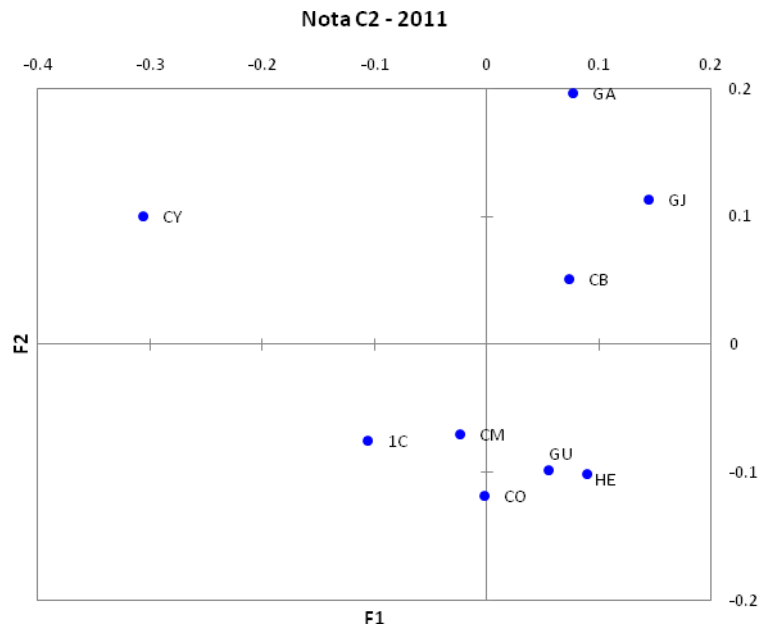
**Figura 10. Gráficas de los primeras dos funciones y el centroide grupal resultantes del análisis de funciones discriminantes canónicas de las 10 variables cuantitativas**



medidas a la nota C2 del llamado de la hembra durante el 2010 (n= 5 hembras) y 2011 (n= 6 hembras).

Por último, las gráficas del análisis de coordenadas principales (ACP) de los promedios de correlaciones cruzadas de espectrogramas muestran separación de individuos en el 2010 y en el 2011 (Figura 11). Los resultados de la prueba de Mantel confirman la agrupación con una asociación significativa ( $P < 0.0001$ ) entre similitud de notas e identidad del individuo, con un resultado de prueba de Mantel para el 2010 de  $r = 0.466$  y para el 2011 de  $r = 0.336$ .



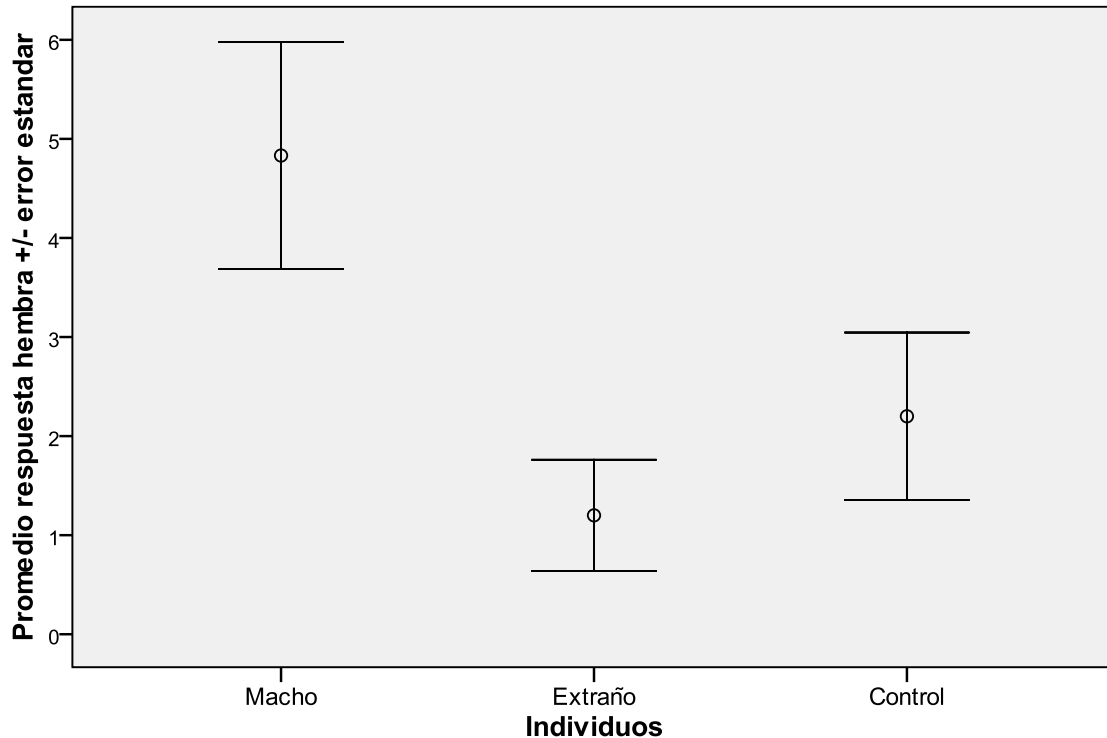


**Figura 11. Análisis de coordenadas principales graficando las primeras dos funciones (F1 y F2) para la nota C2 de las hembras en el 2010 y 2011. Se utilizaron los promedios de correlaciones cruzadas realizadas sobre espectrogramas con 256 FTX y un filtro de banda de 200-6500 Hz.**

### 3. Experimento de Playback

Se compararon los 3 diferentes tratamientos (vocalizaciones del macho focal, el macho extraño y el control *Amazona oratrix*), con 5 hembras diferentes que se encontraban en periodo de anidación dentro de sus nidos. La intensidad de respuesta de la hembra al playback varió significativamente ante las tres condiciones (ANOVA medidas repetidas:  $F_{1,4} = 9.2$ ,  $P = 0.038$ ). La respuesta de la hembra ante playback de las grabaciones del macho focal varió significativamente de su respuesta al playback de un macho extraño ( $q = 4.4$ ,  $P = 0.011$ ) y del control ( $q = 3.0$ ,  $P = 0.038$ ). Sin embargo, no existieron diferencias significativas entre la respuesta de la hembra al macho extraño y al control ( $q = 1.0$ ,  $P =$

0.075). La hembra respondió con mayor intensidad al playback del llamado de su macho focal (Figura 12), frecuentemente vocalizando en respuesta y volando fuera de la cavidad en busca de su macho.



**Figura 12. Valor promedio con error estándar de la respuesta de las hembras al playback del llamado de su macho focal (macho), un macho extraño (extraño) y el control (*Amazona oratrix*).**

## DISCUSIÓN

### Caracterización del llamado del macho y la respuesta de la hembra

Para el loro corona lila, se encontraron 50 notas distintas utilizadas por el macho y la hembra en su conducta de anidación. Al igual que lo encontrado en otras especies de psitácidos, la gran mayoría de las notas emitidas fueron ricas en armónicos (Toyne et al. 1995, Wright 1996, Bond y Diamond 2005, de Araújo et al. 2011). Aunque no existen

estudios previos en psitácidos en el periodo de anidación, esto contrasta con otras especies de psitácidos donde el número de vocalizaciones o tipos de llamado se mantuvo entre 8 y 26 vocalizaciones, emitidas no solo en el periodo reproductivo, sino en varios contextos conductuales como vuelo, agresión, forrajeo, alarma, cohesión de grupo y contacto (Hardy 1963, Saunders 1983, Fernández-Juricic et al. 1998a, b, Kleeman 1999, Wirminghaus et al. 2000, Taylor y Perrin 2005, de Araujo et al. 2011). Estudios anteriores generalmente reportan uno o dos vocalizaciones para cada contexto social (Hardy 1963, Fernández-Juricic et al. 1998a, b). Considerando únicamente las vocalizaciones del llamado de anidación, Saunders (1983) reconoce 3 diferentes llamados de machos y hembras en la cacatúa (*Calyptorhynchus funereus latirostris*), mientras que Berg et al. (2011) en el periquito (*Forpus passerinus*) considera una sola nota para el llamado del macho que puede ser vocalizada sola o duplicada. El hecho de encontrar un mayor número de notas durante los llamados de anidación del loro corona lila en comparación con otros estudios en psitácidos, podría ser explicado por una mayor evolución cultural por parte de la especie, variaciones geográficas en las notas, o diferencias metodológicas en el análisis y clasificación de las vocalizaciones.

La alta diversificación de notas utilizadas por el loro corona lila podría indicar que presenta una evolución cultural más desarrollada. En algunas especies de aves oscinas, las poblaciones que se encuentran aisladas en relación a otras pueden presentar un tamaño de repertorio menor en comparación con las especies que no se encuentran aisladas, por ejemplo en el mielero cantarín (*Melophaga virescens*) en Australia, las poblaciones de continente presentan un mayor repertorio en comparación con las poblaciones isleñas (Baker et al. 2001). Sin embargo en el loro corona lila, tanto adultos como crías emprenden

una migración estacional altitudinal (Renton y Salinas-Melgoza 2002), por lo que las poblaciones no se encuentran aisladas, favoreciendo el intercambio de vocalizaciones novedosas entre individuos de diferentes áreas geográficas, intensificándose en caso de existir variación geográfica.

Otra posible explicación al hecho de encontrar mayor cantidad de vocalizaciones podría ser resultado de registrar variación geográfica local en las notas o en el léxico, lo que se traduciría en un repertorio más extenso durante la anidación. Esto sería coherente con otros psitácidos del género *Amazona*, donde se han encontrado diferencias geográficas en las vocalizaciones entre poblaciones separadas de 5 a 120 km de distancia (Baker 2000, Kleeman y Gilardi 2005). El loro nuquiamarilla (*Amazona auropalliata*) en Costa Rica, presenta variación geográfica que se traduce en dos diferentes dialectos, donde los individuos que se encuentran entre estos dialectos son denominados “bilingües”, capaces de realizar ambos dialectos en cada área geográfica (Wright et al. 2008). En el área de estudio, los nidos del loro corona lila se encuentran separados aproximadamente 12 km de Chamela a Cuixmala y 5 km de Chamela o Cuixmala a Careyes, por lo que en caso de existir variación geográfica afectaría el tamaño final del repertorio, aumentándolo.

Por último, la gran mayoría de los trabajos donde se caracterizaron las vocalizaciones de psitácidos han mostrado diferencias en el análisis y clasificación de las vocalizaciones. En particular, los estudios de vocalizaciones en psitácidos no han considerado las notas como unidad para el repertorio, clasificando las vocalizaciones de manera grupal o en “tipos de llamados”. Por ejemplo, Wright (1997) agrupa las vocalizaciones desempeñadas en diferentes contextos conductuales del loro nuca amarilla en 6 diferentes tipos de llamado, al igual que Araujo et al. (2011) que consideran 7

diferentes tipos de llamado en el loro cariamarillo (*Alipiopsitta xanthops*). A su vez, Rowley (1980) considera 5 diferentes llamados desempeñadas en el reconocimiento entre padres y crías de la Gala (*Cacatua roseicapilla*). Sin embargo, al tomar en consideración cada nota individual, se podría determinar que los llamados están compuestos de varias notas. Por ejemplo en el loro nuca amarilla, el dueto está compuesto por 4 notas diferentes, aunque se considera sólo un tipo de llamado (Dahlin y Wright 2009). En el caso del perico cabeza marrón (*Poicephalus cryptoxanthus*), Taylor y Perrin (2005) determinaron que presenta 7 tipos de llamado desarrollados en distintos contextos conductuales. Sin embargo, considerando únicamente el llamado de conversación, se registraron 21 notas diferentes en este llamado (Taylor y Perrin 2005).

Otra diferencia en el análisis y clasificación de las vocalizaciones es que muchos estudios con psitácidos clasifican las vocalizaciones de acuerdo a su onomatopeya, contrastando con la clasificación por estructura espectrográfica planteada. Strahl et al. (1991) en el loro cacique (*Derophtus accipitrinus*) y Toyne et al. (1995) en el lorito ecuatoriano (*Hapalopsittaca pyrrhops*) consideran 5 diferentes llamados basándose sólo en la onomatopeya de sus vocalizaciones sin considerar espectrogramas, mientras que Wirminghaus et al. (2000) en el lorito robusto (*Poicephalus robustus*) consideran 25 onomatopeyas concentrándolos en 5 tipos de llamado. Fernández-Juricic et al. (1998b) en la amazona sudamericana consideraron el llamado de contacto (grr-uíp) como un solo tipo de vocalización, el cual onomatopeyamente hablando es el mismo que el llamado inicial GU'RRU'ÍP del macho loro corona lila, sin embargo es un llamado constituido por 7 diferentes notas. En conclusión, propongo que el hecho de agrupar las vocalizaciones de psitácidos en tipos de llamado impide visualizar de manera clara las posibles diferencias en

cuanto a evolución vocal y/o cultural del número de notas que presentan las especies en sus vocalizaciones, por lo que recomiendo realizar un repertorio detallado (total o por conducta) de notas para poder realizar distinciones filogenéticas. En cuanto a la clasificación por onomatopeya, no se recomienda su uso ya que resulta aún más subjetivo e impide observar de manera más detallada las diferencias entre notas.

El contexto en que son empleadas las vocalizaciones también puede influir en la diversificación de vocalizaciones. Comparado con las hembras, los machos del loro corona lila presentan una mayor diversidad de notas durante el llamado de anidación. Esto podría ser resultado de un mecanismo para ser identificado por la hembra anidando, empleando cierta sintaxis de diferentes notas o utilizando un conjunto de notas exclusivo para facilitar su reconocimiento. Aunque los machos presentaron 40 notas distintas, 18 fueron las más comunes, mientras para las hembras 8 de un total de 16 notas fueron las más comunes, lo que nos da a entender que existen diferentes estrategias en la sintaxis de machos y hembras para ser reconocidos por sus parejas. Esto sería coherente con lo encontrado para el loro nuca amarilla, donde se reportan diferencias en la sintaxis, en la fonología y en la composición de notas para el llamado de dueto en diferentes niveles de organización social (Dahlin y Wright 2009). En otras especies de aves, como en la curruca capirotada (*Sylvia atricapilla*) los machos presentan variación en la sintaxis de sus cantos (Hoi-Leitner et al. 1993). Sin embargo, en algunas especies como en la *Passerina cyanea*, la sintaxis de las notas no influye directamente en el reconocimiento individual (Emlen 1972), por lo que un estudio más a fondo en la sintaxis del loro corona lila resolvería el problema.

La utilización de las vocalizaciones en la conducta de anidación coincide con lo mencionado por Renton y Salinas-Melgoza (1999) quienes distinguieron a simple oído

distintos tipos de llamados empleados en la conducta de anidación. Renton y Salinas-Melgoza (1999) indican que el macho vocaliza fuertemente al acercarse al nido, posteriormente se percha en un árbol adyacente al nido realizando vocalizaciones de contacto débiles hasta que la hembra emerge. Esto concuerda con el llamado inicial y el llamado principal registrado con el análisis de los espectrogramas en el presente estudio, aunque las vocalizaciones del llamado principal no siempre fueron de baja energía o débiles. Asimismo, para la respuesta de la hembra, se distinguieron al oído dos llamados tipo graznido o chillido y un sonido como corneta (Renton y Salinas-Melgoza 1999). Sin embargo, el análisis de espectrograma en el presente estudio demuestra que los graznidos y los sonidos de corneta sólo son una parte de la respuesta de la hembra, existiendo un repertorio mayor de notas emitidas por la hembra. Por lo tanto, sí bien es posible distinguir diferencias en los llamados de los loros por medio del oído solamente, al momento de realizar un análisis cuantitativo por medio de espectrogramas y estadísticos específicos podemos determinar que los llamados son más complejos, repercutiendo en un mayor repertorio. Por último en machos del loro corona lila, el hecho de que existan dos diferentes tipos de llamado (llamado inicial y llamado principal) podría ser un mecanismo por el cual el macho asegura ser escuchado y/o reconocido por la hembra dentro de la cavidad, que requiere una mayor motivación para salir del nido o simplemente la cavidad es demasiado profunda como para escuchar fácilmente al macho.

### **Variación inter-individual**

Se encontraron diferencias inter-individuales en los llamados de anidación de machos y hembras para ambos años, mostrando en machos que la sílaba BCC presenta mayor



variación inter-individual que las notas B y C individuales, indicando que la sílaba BCC nos permitiría identificar correctamente a los machos. Por otro lado en hembras, la nota C2 podría ser ocupada para discriminarlas individualmente, ya que presentó valores aceptables de correcta clasificación y una separación individual en el espacio. Esta variación inter-individual vocal en hembras y machos concuerda con otros estudios realizados en diferentes especies de psitácidos. Por ejemplo, se encontraron diferencias inter-individuales en distintas variables espectrales y temporales en los llamados de contacto del macho del periquito en Venezuela que permitió clasificar correctamente al 55 % de los individuos (Berg et al. 2011), y en los llamados de anidación de machos y hembras de la cacatúa (*Calyptorhynchus funereus latirostris*) en Australia (Saunders 1983), en donde las hembras reconocieron correctamente a sus machos en un 70 % de las ocasiones. Wanker y Fischer (2001) indican que a partir de la variación existente en los llamados de contacto del periquito de anteojos (*Forpus conspicillatus*) se puede diferenciar a individuos por su edad, su estatus de pareja y lazos familiares, por lo que las diferencias encontradas en nuestro estudio podrían brindar oportunidad para conocer mayor información individual y no sólo identidad. Además, existen estudios en psitácidos donde reportan variación inter-individual en llamados de contacto y en vuelo, aunque estos estudios se enfocan en la variación geográfica sin discutir acerca de la individualidad vocal (Wright 1996, Baker 2000, Guerra et al. 2008). Por último, a pesar de que estos estudios reportan variación inter-individual en psitácidos, nuestro estudio resulta ser el primero en reportar variación inter-individual de machos y hembras de una especie de psitácido neotropical en condiciones naturales, empleando sus llamados de anidación y reconociendo a los individuos por los sitios de anidación.

Las diferencias inter-individuales encontradas fueron congruentes empleando los análisis de funciones discriminantes (AFD) y análisis de correlación cruzada con coordenadas principales y pruebas de Mantel. La correcta clasificación obtenida para machos en 2010 y hembras en ambos años fueron altas y congruentes con otros estudios empleando el mismo análisis, donde calcularon porcentajes de correcta clasificación desde 84% hasta 98.8% empleando de 5 a 6 variables diferentes (Gilbert et al. 1994, Peake et al. 1998, Galeotti y Sacchi 2001, Rebbeck et al. 2001, Rogers y Paton 2005). El hecho de encontrar en machos valores de correcta clasificación de 51.4-74 % para 2011 que son más bajos que lo reportado, indica que los resultados podrían no ser tan concluyentes para este año. La baja clasificación correcta en 2011 podría ser debido a que existen bajos porcentajes de respuesta de las hembras en la población natural, al tamaño de muestra de nidos, limitaciones del análisis, o por cercanía geográfica.

En nuestro estudio, el bajo porcentaje de correcta clasificación para el 2011, a pesar de ser no concluyente, puede que no implique una mala clasificación o un mal resultado, sino que podría ser reflejo de una variación natural intra-individual en el llamado de anidación del macho loro corona lila. Por tal motivo, sería conveniente conocer el porcentaje de respuesta natural de la hembra al macho durante la anidación. Por ejemplo, Berg et al. (2011) indican que los valores de respuesta natural de la hembra durante la anidación del periquito en Venezuela, empleando experimentos de playback, son de un 60 % indicando que las hembras no siempre reconocen a sus machos. Sin embargo esto coincide con el 55 % de correcta clasificación en los llamados de individuos machos, lo que significa que hay un margen de error de 45 % para discriminar individuos, tal y como ocurre con las hembras en la naturaleza.

Por otro lado, las diferencias en correcta clasificación entre años podrían deberse a la diferencia de tamaño de muestra, el cual fue menor en 2010 con 7 nidos y para el 2011 se incrementó el número a 21 nidos. Esta diferencia implica un mayor muestreo de la población para el 2011, aumentando el número de individuos grabados y por ende la variabilidad acústica de la población y disminuyendo posiblemente el porcentaje de correcta clasificación. Además, al integrar un mayor número de individuos al análisis, las diferencias inter-individuales podrían no ser concluyentes debido a que entre individuos comparten características acústicas por pertenecer a una misma área geográfica, como ocurre con otros estudios de variación geográfica en psitácidos (Dahlin y Wright 2009) y puede no reflejarse para el 2010 debido a que los nidos grabados son más cercanos geográficamente en comparación al 2011.

Además de las diferencias inter-individuales encontradas con el AFD, se encontró separación espacial de individuo en las gráficas del análisis de coordenadas principales (ACP) empleando los promedios de las correlaciones cruzadas y confirmado por la prueba de Mantel. En aves, las correlaciones cruzadas han sido empleadas para mostrar individualidad (Lessells et al. 1995, Rogers y Paton 2005) y diferencias en dialectos (Wright 1996, Baker 2000). La ventaja de la correlación cruzada es que considera el sonido entero objetivamente, sin embargo hay que ser precavidos con ciertos tipos de sonido, ya que la cantidad de ruido incluido en la señal y los arreglos usados para crear las representaciones afectan el valor final (Terry et al. 2005). En psitácidos, el ACP ha sido empleado por Berg et al. (2011), quienes encuentran diferencias inter-individuales en el llamado de contacto del periquito, pero sin emplear pruebas de Mantel. En nuestro estudio, las pruebas de Mantel resultaron similares o mayores (en machos y hembras valores de  $r$  de

Mantel desde 0.156 hasta 0.538) en comparación con otros estudios en psitácidos, donde se reportan valores de  $r$  de Mantel que van desde 0.08 hasta 0.22 (Guerra et al. 2008), por lo que la variación es explicada por la individualidad.

Las diferencias inter-individuales encontradas en machos parecen lógicas debido a que la hembra usa las vocalizaciones del macho para reconocerlo, por lo que pistas acústicas individuales son importantes para una correcta identificación del individuo. Mientras tanto en hembras, la variación inter-individual sólo había sido reportada anteriormente por Saunders (1983) para la cacatúa (*Calyptorhynchus funereus latirostris*) en Australia, así que el hecho de encontrar variación en hembras del loro corona lila apoya la idea de que tanto machos y hembras se identifican y reconocen vocalmente, además de servir como herramienta para poder identificarlas correctamente. Además de estas diferencias inter-individuales encontradas en las notas de machos y hembras del loro corona lila, cabe la posibilidad de que existieran diferencias inter-individuales en la sintaxis de las notas, por lo que un individuo emplearía cierto patrón de notas diferente al resto, como ocurre en la variación de sintaxis del loro nuca amarilla en relación al llamado de dueto en diferentes niveles de organización social. Por lo tanto, las diferencias inter-individuales encontradas en machos y hembras y la discriminación efectiva de machos por parte de sus hembras en los experimentos de playback sustentan la idea de una individualidad vocal efectiva por parte de los loros corona lila, faltando solamente comprobar si el reconocimiento es exclusivo de la variación en notas o intervienen factores de sintaxis en dicha discriminación y la estabilidad temporal de estas diferencias.

## **Experimento de playback**

A pesar de encontrar diferencias y discriminación de machos por parte de la hembra en los experimentos de playback, estos resultados más que definitivos deben de manejarse con cautela y considerarse exploratorios, ya que aunque es un resultado positivo, el tamaño de muestra es muy baja por lo que se recomienda realizar más experimentos. Sin embargo, la capacidad para discriminar y reconocer a su macho por parte de la hembra del loro corona lila es consistente con lo encontrado para otros psitácidos por lo que parece no ser resultado de un bajo muestreo. En psitácidos, para los llamados de contacto que se emplean durante la anidación por parte del macho, se reportan desde 55 a 70% de las ocasiones que las hembras respondieron al emplear experimentos de playback (Saunders 1983, Berg et al. 2011). Además, también se ha encontrado que diferentes especies de psitácidos pueden reconocen a sus padres por sus vocalizaciones cerca del nido (Rowley 1980), discriminar llamados de contacto de diferentes categorías sociales (Wanker et al. 1998) y discriminar grabaciones de hembras y machos (Balsby y Scarl 2008).

Considerando el diseño experimental del playback, el hecho de emplear al mismo macho extraño para todas las pruebas, a pesar de que con esto se redujo la variación que podría traer usar varios machos extraños, trajo consigo el error de pseudoreplicación. El resultado obtenido explica una respuesta diferencial de la hembra en relación al macho focal, al control y al macho extraño del área de Careyes, sin embargo el objetivo inicial era conocer cómo responde la hembra al macho focal, al control y a un macho extraño cualquiera. Esto se debió principalmente a una escasez de grabaciones de calidad (grabaciones de larga duración, con poco ruido o con buen volumen de grabación) de

machos extraños, por lo que sólo se pudo probar al macho del área de Careyes. Se propone para experimentos futuros utilizar diferentes machos extraños para evitar caer en éste error.

Por otro lado, en nuestro estudio también se encontró una mayor respuesta por parte de la hembra hacia el control (*Amazona oratrix*), en comparación con el macho extraño, lo que podría ser explicado por varios factores. Primero, que a pesar de que *A. oratrix* se encuentra presente en el área, son pocos los individuos que permanecen en la zona y puede ser que representa un sonido demasiado novedoso para la hembra. Por lo tanto, se recomienda para estudios futuros emplear grabaciones de especies que sean más comunes en el ambiente, en nuestro caso en particular grabaciones de otros psitácidos más pequeños como el perico frentinaranja (*Aratinga canicularis*) o de otras especies de aves como carpinteros o trogones. Segundo, podría ser que el volumen en que fueron reproducidas las vocalizaciones de *A. oratrix* fueron más altos que en la naturaleza, ya que no se obtuvieron valores de intensidad para las grabaciones obtenidas para esta especie al momento de hacer las grabaciones. Por último, Berg et al. (2011) reportan en el periquito un efecto en la respuesta de la hembra debido al orden en que son reproducidas las vocalizaciones de los machos, las hembras responden más cuando se reproduce primero al macho focal y no responden cuando el macho extraño es reproducido primero, por lo que a pesar de que en nuestro diseño experimental las vocalizaciones fueron reproducidas aleatoriamente para evitar un efecto de posición, nuestro bajo número de experimentos podría haber tenido efecto sobre el resultado final.

## **CONCLUSIONES**

La sincronización del llamado de anidación del macho y la respuesta de la hembra podría ser de vital importancia para la anidación del loro corona lila. Una mala sincronización o un reconocimiento defectuoso del macho por parte de la hembra (falsos positivos) traerían consecuencias que repercutirían en la adecuación de los individuos. Dentro de estas consecuencias estarían dejar potencialmente la nidada expuesta a riesgos de ataque por conspecíficos o depredadores potenciales (Beissinger et al. 1998, Berg et al. 2011), siendo la depredación la principal causa de pérdida de nidada en el loro corona lila (Renton and Salinas-Melgoza 2004).

Los psitácidos al igual que otras aves, no se pueden marcar y consecuentemente dar un seguimiento por métodos convencionales (Gilbert et al. 1994, Meyers 1995). Sin embargo, el hecho de encontrar variación inter-individual en el loro corona lila nos da la posibilidad de identificar individualmente a los loros y realizar un seguimiento poblacional de los psitácidos, siempre y cuando exista continuidad a través de los años de esta variación. Además, el loro corona lila presenta cierta facilidad para obtener las grabaciones de sus vocalizaciones, ya que durante su anidación es relativamente sencillo grabarlos.

## **REFERENCIAS**

- Baker, M. C. 2000. Cultural diversification in the flight call of the Ringnecked parrot in western Australia. *Condor* 102:905-910.
- Baker, M. C., E. M. Baker, y M. S. A. Baker. 2001. Island and island-like effects on vocal repertoire of singing honeyeaters. *Animal Behaviour* 62:767-774.

- Balsby, T. J. S., y J. C. Scarl. 2008. Sex-specific responses to vocal convergence and divergence of contact calls in orange-fronted conures (*Aratinga canicularis*). *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **275**:2147-2154.
- Beissinger, S. R., S. Tygielski, y B. Elderd. 1998. Social constraints on the onset of incubation in a neotropical parrot: a nestbox addition experiment. *Animal Behaviour* **55**:21-32.
- Berg, K. S., S. Delgado, R. Okawa, S. R. Beissinger, y J. W. Bradbury. 2011. Contact calls are used for individual mate recognition in free-ranging green-rumped parrotlets, *Forpus passerinus*. *Animal Behaviour* **81**:241-248.
- Bond, A. B., y J. Diamond. 2005. Geographic and ontogenetic variation in the contact calls of the kea (*Nestor notabilis*). *Behaviour* **142**:1-20.
- Botero, C. A., A. E. Mudge, A. M. Koltz, W. M. Hochachka, y S. L. Vehrencamp. 2008. How Reliable are the Methods for Estimating Repertoire Size? *Ethology* **114**:1227-1238.
- Bradbury, J. W. 2003. Vocal communication in wild parrots. Pages 293-316 in F. B. M. DeWaal and P. L. Tyack, editors. *Animal social complexity: intelligence, culture and individualized societies*. Harvard University Press, Cambridge, Massachuset.
- Bullock, S. H. 1986. Climate of Chamela, Jalisco, and trends in the south coastal region of Mexico. *Arch. Met. Geoph. Biocl., Ser. B* **36**:297-316.
- Catchpole, C. K., y P. J. B. Slater. 1995. *Bird songs: biological themes and variations*. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom.
- Clark, C. W. 1982. The acoustic repertoire of the Southern right whale, a quantitative analysis. *Animal Behaviour* **30**:1060-1071.



- Dahlin, C. R., y T. F. Wright. 2009. Duets in Yellow-Naped Amazons: Variation in Syntax, Note Composition and Phonology at Different Levels of Social Organization. *Ethology* **115**:857-871.
- de Araújo, C. B., L. O. Marcondes-Machado, y J. M. E. Vielliard. 2011. Vocal Repertoire of the Yellow-Faced Parrot (*Alipiopsitta xanthops*). *The Wilson Journal of Ornithology* 123:603-608.
- Delport, W., A. C. Kemp, y J. W. H. Ferguson. 2002. Vocal identification of individual African Wood Owls *Strix woodfordii*: a technique to monitor long-term adult turnover and residency. *Ibis* **144**:30-39.
- Emlen, S. T. 1972. An Experimental Analysis of the Parameters of Bird Song Eliciting Species Recognition. *Behaviour* 41:130-171.
- Falls, J. B. 1992. Playback: a historical perspective. Pages 11-34 in P. McGregor, editor. *Playback and studies of animal communication*. Plenum, New York.
- Farabaugh, S. M., y R. J. Dooling. 1996. Acoustic communication in parrots: laboratory and field studies of budgerigars, *Melopsittacus undulatus*. Pages 97-117 in D. E. Kroodsma and E. H. Miller, editors. *Ecology and evolution of acoustic communication in birds*. Cornell University Press, Ithaca, NY.
- Fernández-Juricic, E., E. V. Alvarez, y M. B. Martella. 1998a. Vocalizations of Blue-crowned Conures (*Aratinga acuticaudata*) in the Chancaní reserve, Córdoba, Argentina. *Ornitología Neotropical* 9:31-40.
- Fernández-Juricic, E., M. B. Martella, y E. V. Alvarez. 1998b. Vocalizations of the Blue-fronted Amazon (*Amazona aestiva*) in the Chancaní Reserve, Córdoba, Argentina. *Wilson Bulletin* 110:352-361.

- Galeotti, P., y R. Sacchi. 2001. Turnover of territorial Scops Owls *Otus scops* as estimated by spectrographic analyses of male hoots. *Journal of Avian Biology* 32:256-262.
- Gentner, T. Q., S. H. Hulse, G. E. Bentley, y G. F. Ball. 2000. Individual vocal recognition and the effect of partial lesions to HVC on discrimination, learning, and categorization of conspecific song in adult songbirds. *Journal of Neurobiology* 42:117-133.
- Gilbert, G., P. K. McGregor, y G. Tyler. 1994. Vocal individuality as a census tool: practical considerations illustrated by a study of two rare species. *Journal of Field Ornithology* 65:335-348.
- Grava, T., N. Mathevon, E. Place, y P. Balluet. 2008. Individual acoustic monitoring of the European Eagle Owl *Bubo bubo*. *Ibis* 150:279-287.
- Guerra, J. E., J. Cruz-Nieto, S. G. Ortiz-Maciel, y T. F. Wright. 2008. Limited geographic variation in the vocalization of the endangered Thick-billed parrot: implications for conservation strategies. *Condor* 110:639-647.
- Hardy, J. W. 1963. Epigamic and reproductive behavior of the Orange-fronted Parakeet. *Condor* 65:169-199.
- Hiebert, S. M., P. K. Stoddard, y P. Arcese. 1989. Repertoire size, territory acquisition and reproductive success in the song sparrow. *Animal Behaviour* 37:266-273.
- Hoodless, A. N., J. G. Inglis, J.-P. Doucet, y N. J. Aebischer. 2008. Vocal individuality in the roding calls of Woodcock *Scolopax rusticola* and their use to validate a survey method. *Ibis* 150:80-89.

- Hoi-Leitner, M., H. Nechtelberger, y J. Dittami. 1993. The Relationship Between Individual Differences in Male Song Frequency and Parental Care in Blackcaps. *Behaviour* 126:1-12.
- Jarvis, E. D. 2004. Brains and birdsong. *in* P. Marler and H. Slabbekoorn, editors. *Nature's music: the science of birdsong* Elsevier, San Diego.
- Jouventin, P., T. Aubin, y T. Lengagne. 1999. Finding a parent in a king penguin colony: the acoustic system of individual recognition. *Animal Behaviour* **57**:1175-1183.
- Kleeman, P. M. 1999. *Vocalizations of the St. Lucia Parrot*. Humboldt State University, Arcata, CA.
- Kleeman, P. M., y J. D. Gilardi. 2005. Geographical variation of St. Lucia parrot flight vocalizations. *The Condor* 107:62-68.
- Kroodsma, D. E., y R. Pickert. 1984. Repertoire size, auditory templates, and selective vocal learning in songbirds. *Animal Behaviour* **32**:395-399.
- Lind, H., T. Dabelsteen, y P. K. McGregor. 1996. Female great tits can identify mates by song. *Animal Behaviour* **52**:667-671.
- Lishman, J. L., y W. L. Nieuwoudt. 2003. An analysis of factors contributing to the use of an income equalisation deposit scheme by commercial farmers in South Africa. *Agrekon* **42**:325-352.
- Lessells, C. M., C. L. Rowe, y P. K. McGregor. 1995. Individual and sex differences in the provisioning calls of European bee-eaters. *Animal Behaviour* 49:244-247.
- Lovell, S. F., y M. R. Lein. 2004. Song variation in a population of Alder Flycatchers. *Journal of Field Ornithology* **75**:146-151.

- Martella, M. B., y E. H. Bucher. 1990. Vocalizations of the Monk Parakeet. *Bird behaviour* **8**:101-110.
- Meyers, J. M. 1995. A Colored Leg Banding Technique for Amazona Parrots. *Journal of Field Ornithology* **66**:582-589.
- Molles, L. E., y S. L. Vehrencamp. 2001. Neighbour recognition by resident males in the banded wren, *Thryothorus pleurostictus*, a tropical songbird with high song type sharing. *Animal Behaviour* **61**:119-127.
- Mundinger, P. C. 1970. Vocal Imitation and Individual Recognition of Finch Calls. *Science* **168**:480-482.
- Peake, T. M., P. K. McGregor, K. W. Smith, G. Tyler, G. Gilbert, y R. E. Green. 1998. Individuality in Corncrake *Crex crex* vocalizations. *Ibis* **140**:120-127.
- Phillmore, L. S., C. B. Sturdy, M. R. Turyk, y R. G. Weisman. 2002. Discrimination of individual vocalization by black-capped chickadees (*Poecile atricapilla*). *Animal Learning and Behaviour* **30**:43-52.
- Rebbeck, M., R. Corrick, B. Eaglestone, y C. Stainton. 2001. Recognition of individual European Nightjars *Caprimulgus europaeus* from their song. *Ibis* **143**:468-475.
- Renton, K., y A. Salinas-Melgoza. 1999. Nesting behaviour of the Lilac-crowned parrot. *Wilson Bulletin* **111**:488-493.
- Renton, K., y A. Salinas-Melgoza. 2002. *Amazona finschi* (Sclater 1864) Loro corona lila. Pp 341-342 en F. A. Noguera, J. H. Vega Rivera, A. N. García Aldrete, y M. Quesada Avendaño (eds.), *Historia Natural de Chamela*. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. México.

- Renton, K., y A. Salinas-Melgoza. 2004. Climatic variability, nest predation, and reproductive output of Lilac-crowned parrots (*Amazona finschi*) in tropical dry forest of western Mexico. *Auk* **121**:1214-1225.
- Rogers, D. J., y D. C. Paton. 2005. Acoustic identification of individual Rufous Bristlebirds, a threatened species with complex song repertoires. *EMU* 105:203-210.
- Rowley, I. 1980. Parent-Offspring Recognition in a Cockatoo, the Galah, *Cacatua Roseicapilla*. *Australian Journal of Zoology* 28:445-456.
- Salinas-Melgoza, A., y K. Renton. 2005. Seasonal variation in activity patterns of juvenile of Lilac-crowned parrots in tropical dry forest. *Wilson Bulletin* **117**:291-295.
- Saunders, D. A. 1983. Vocal Repertoire and Individual Vocal Recognition in the Short-Billed White-Tailed Black Cokcatoo, *Calyptorhynchus funereus latirostris* Carnaby. *Wildlife Research* **10**:527-536.
- Snyder, N. F. R., J. W. Wiley, y C. B. Kepler. 1987. *The Parrots of Luquillo: Natural History and Conservation of the Puerto Rican Parrot*. Western Foundation of Vertebrate Zoology, Los Angeles.
- Speirs, E. A. H., y L. S. Davis. 1991. Discrimination by adélie penguins, *Pygoscelis adeliae*, between the loud mutual calls of mates, neighbours and strangers. *Animal Behaviour* **41**:937-944.
- Strahl, S. D., P. A. Desenne, J. L. Jimenez, y I. R. Goldstein. 1991. Behaviour and biology of the Hawk-headed Parrot, *Deropterus accipitrinus*, in southern Venezuela. *The Condor* **93**:177-180.

- Taylor, S., y M. R. Perrin. 2005. Vocalisations of the Brown-headed Parrot, *Poicephalus cryptoxanthus*: their general form and behavioural context. *Ostrich* **76**:61-72.
- Tchernichovski, O., F. Nottebohm, C. E. Ho, B. Pesaran, y P. P. Mitra. 2000. A procedure for an automated measurement of song similarity. *Animal Behaviour* **59**:1167-1176.
- Tchernichovski, O., D. Swigger, y P. P. Mitra. 2004. Sound Analysis Pro Users manual.
- Terry, A., T. Peake, y P. McGregor. 2005. The role of vocal individuality in conservation. *Frontiers in Zoology* **2**:1-16.
- Toyne, E. P., J. N. M. Flanagan, and M. T. Jeffcote. 1995. Vocalizations of the endangered Red-faced parrot *Hapalopsittaca pyrrhops* in southern Ecuador. *Ornitología Neotropical* **6**:125-128.
- Wanker, R., J. Apcin, B. Jennerjahn, y B. Waibel. 1998. Discrimination of different social companions in spectacled parrotlets (*Forpus conspicillatus*): evidence for individual vocal recognition. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **43**:197-202.
- Wanker, R., y J. Fischer. 2001. Intra- and Interindividual variation in the contact calls of Spectacled parrotlets (*Forpus conspicillatus*). *Behaviour* **138**:709-726.
- Wanker, R., Y. Sugama, and S. Prinage. 2005. Vocal labelling of family members in spectacled parrotlets, *Forpus conspicillatus*. *Animal Behaviour* **70**:111-118.
- Wirminghaus, J. O., C. T. Downs, C. T. Symes, E. Dempster, y M. R. Perrin. 2000. Vocalisations and behaviours of the Cape Parrot *Poicephalus robustus* (Psittaciformes: Psittacidae). *Durban Museum Novitates* **25**:12-17.
- Wright, T. F. 1996. Regional dialects in the contact call of a parrot. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **263**:867-872.

- Wright, T. F. 1997. Geographic Variation Across the Vocal Repertoire of the Yellow-naped Amazon. University of California, San Diego.
- Wright, T. F., y M. Dorin. 2001. Pair duets in the Yellow-naped Amazon (Psittaciformes: *Amazona auropalliata*): responses to playbacks of different dialects. *Ethology* **107**:111-124.
- Wright, T. F., C. R. Dahlin, y A. Salinas-Melgoza. 2008. Stability and change in vocal dialects of the yellow-naped amazon. *Animal Behaviour* **76**:1017-1027.