



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
INSTITUTO DE BIOLOGÍA
ECOLOGÍA

COMUNICACIÓN VOCAL EN EL LORO CORONA LILA (*Amazona finschi*)

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

DOCTOR EN CIENCIAS

PRESENTA:

ADOLFO CHRISTIAN MONTES MEDINA

TUTORA PRINCIPAL DE TESIS: DRA. KATHERINE RENTON

INSTITUTO DE BIOLOGÍA, ESTACIÓN DE BIOLOGÍA CHAMELA, UNAM

COMITÉ TUTOR: DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA

FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

DR. CONSTANTINO DE JESÚS MACÍAS GARCÍA

INSTITUTO DE ECOLOGÍA, UNAM

Ciudad Universitaria, Cd. Mx. ENERO, 2017.



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



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
ECOLOGÍA

COMUNICACIÓN VOCAL EN EL LORO CORONA LILA (*Amazona finschi*)

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
DOCTOR EN CIENCIAS

PRESENTA:

ADOLFO CHRISTIAN MONTES MEDINA

TUTORA PRINCIPAL DE TESIS: DRA. KATHERINE RENTON

INSTITUTO DE BIOLOGÍA, ESTACIÓN DE BIOLOGÍA CHAMELA, UNAM

COMITÉ TUTOR: DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA

FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

DR. CONSTANTINO DE JESÚS MACÍAS GARCÍA

INSTITUTO DE ECOLOGÍA, UNAM

MÉXICO, Cd. Mx. ENERO, 2017.

Lic. Ivonne Ramírez Wence
Directora General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión del Subcomité por Campo de Conocimiento de Ecología y Manejo Integral de Ecosistemas del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 31 de octubre de 2016, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de DOCTOR EN CIENCIAS del alumno MONTES MEDINA ADOLFO CHRISTIAN con número de cuenta 99204349 con la tesis titulada: "Comunicación vocal en el loro corona lila (*Amazona finschi*)", realizada bajo la dirección de la DRA. KATHERINE RENTON:

Presidente:	DRA. MARIA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA
Vocal:	DRA. LAURA ROXANA TORRES AVILES
Secretario:	DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGUENZA
Suplente:	DR. ALEJANDRO SALINAS MELGOZA
Suplente	DR. CONSTANTINO DE JESUS MACIAS GARCIA

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

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, Cd. Mx., a 9 de enero de 2017.

M. del Coro Arizmendi

DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA
COORDINADORA DEL PROGRAMA



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

AGRADECIMIENTOS

Quisiera agradecer al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México, por su invaluable apoyo para la elaboración y término de esta tesis.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por la beca No. 231685 que sustentó mis estudios de Doctorado.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por el apoyo económico proporcionado mediante el proyecto: “Factores que influyen en la comunicación acústica en psitácidos: rasgos del ambiente social y físico” (179877) otorgado a la Dra. Katherine Renton.

A la Fundación Ecológica de Cuixmala, A.C., por el apoyo logístico y la autorización para la realización de mi investigación en los terrenos de su propiedad.

Permisos de investigación para el proyecto fueron otorgados por la Dirección de Vida Silvestre de la Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales de México.

A la M en C. Karen Beatriz Esquivel Hernández y al Dr. Alejandro Salinas-Melgoza por el apoyo en campo y la obtención de grabaciones. Al Dr. Alejandro Salinas-Melgoza, Dr. Timothy Wright, Dr. Roberto Sosa-López, Dra. Ruth Elizabeth Rodríguez Tejeda y la Dra. Lynna Kiere por su asesoría y apoyo académico para la realización de la tesis

A mi asesora de tesis, la Dra. Katherine Renton por su invaluable apoyo académico el cual me permitió adquirir, fortalecer o encaminar mis conocimientos académicos durante mi formación.

A los doctores miembros de mi Comité tutor, el Dr. Constantino de Jesús Macías García y al Dr. Adolfo Gerardo Navarro Sigüenza por el constante apoyo académico a lo largo de todo mi doctorado y a sus significativas aportaciones académicas a mi proyecto de investigación.

AGRADECIMIENTOS PERSONALES

A MI MADRE, gran parte de esto te lo debo a ti, gracias por ser el apoyo en todo y para todo, me haces falta pero tu ausencia me inspira para que mis logros brillen y los veas hasta el cielo. ¡Te extraño!

A MI PADRE, he tenido la fortuna de contar contigo en todo momento, y ahora que llega mi momento cumbre académico sigues estando presente, gracias por todo, es un orgullo compartir parte de mi nombre con alguien tan magnífico como tú. A MIS HERMANOS, que contribuyeron a mi formación desde que era niño y ahora sin su apoyo, no hubiera logrado llegar hasta aquí.

A Alana, tú que llegaste a mi vida en un momento muy difícil, que me ayudaste y nos ayudamos, que me compartiste tu sabiduría y espiritualidad, gracias por todo Yollotzin.

A la Dra. Katherine Renton, asesora, mentora, amiga, gracias por todo tu conocimiento y por prepararme desde la maestría, te agradezco todo tu apoyo.

A mis amigos inseparables de la Universidad, a Mariana, Angela, Carlos, Jessica, Laila, Day, Dulce, Dalia, Martín, ustedes los principales que me ayudaron tanto y que compartimos tanto juntos, gracias por su apoyo y sigamos pa adelante.

A todos mis amigos que he ido conociendo a lo largo de este camino, a Karen, Steph, Angela Amaya, Flor, Lilly, Ruth, Maricarmen, Carlos Balboa, Lynna, Marcela, Melisa, Daniela Tovilla, Marco, Gala, Cristal, Ara, Nadia, a todos ustedes que contribuyeron de una u otra forma a este logro académico. A la Dra. Viridiana Morales, por su apoyo durante gran parte de este doctorado y sobretodo la candidatura, este éxito fue en parte gracias a ti. Si alguien me faltó, no fue porque sea menos, mi memoria será mala pero mi gratitud no.

A todos mis amigos, compañeros y excompañeros del Renton lab, a Sylvia, Claudia, Raiza, Marisela, Lacy, Angelina, Roberto, Miguel, Rafa, Aletz, gracias a todos por su apoyo y sus consejos en algún momento de este proceso.

A los miembros de mi comité tutorial, al Dr. Adolfo Navarro y al Dr. Constantino Macías, por encaminarme en este largo camino, por sus consejos valiosos y su comprensión en momentos difíciles.

A las sinodales la Dra. Roxana Torres y la Dra. Ma. del Coro Arizmendi, por sus valiosos comentarios y observaciones. Agradezco en especial a la Dra. Roxana ya que ella contribuyó en gran proporción que yo ahora esté interesado en la conducta animal.

Un agradecimiento especial al Dr. Alejandro Salinas, de nueva cuenta te agradezco tu apoyo y tus consejos, eres una parte importante de este proyecto y de mi formación académica.

Al personal de la Estación de Biología Chamela, muchos de ellos amigos, madres sustitutas o apoyos emocionales.

A mi alma mater, la Universidad Nacional Autónoma de México, gracias a que la educación es gratuita, tenemos educación de alta calidad.

TLAZOHCAMATI HUEL MIEC!!!



Tabla de contenido

RESUMEN GENERAL.....2

GENERAL ABSTRACT.....4

INTRODUCCIÓN GENERAL 6

CAPÍTULO 1: CONTEXTUAL FLEXIBILITY IN THE VOCAL REPERTOIRE OF THE LILAC-CROWNED PARROT (*Amazona finschi*)9

CAPÍTULO 2: VARIACIÓN DE LA COMPOSICIÓN DE NOTAS Y LA SINTAXIS EN EL LLAMADO DE ANIDACIÓN DE L MACHO DEL L ORO CORONAL ILA22

CAPÍTULO 3: MECANISMO DE DISCRIMINACIÓN VOCAL EN EL LLAMADO DE ANIDACIÓN.....46

CAPÍTULO 4: NEITHER FRIEND NOR FOE: WHY LILAC-CROWNED PARROTS DON'T LOVE THEIR NEIGHBORS71

CONCLUSIÓN GENERAL..... 95

LITERATURA CITADA GENERAL97

RESUMEN GENERAL

Las señales acústicas juegan un papel importante en la comunicación para aves que presentan una compleja organización social, como los psitácidos. Sin embargo, existen pocos estudios de la comunicación vocal en psitácidos, y ningún estudio ha integrado la comunicación acústica en distintos niveles de organización social. Por tal motivo, analicé la comunicación vocal del loro corona lila (*Amazona finschi*) en el bosque tropical seco de la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala a distintos niveles del individuo, dentro de la pareja y entre grupos.

En el primer capítulo analizamos el repertorio y su flexibilidad contextual registrando en 9 contextos conductuales, un repertorio diverso de 101 tipos de notas. El contexto conductual explicó significativamente las variaciones en las características acústicas, y las notas más comunes fueron emitidas en diferente proporción en cada contexto. Además, las características acústicas de vocalizaciones del loro corona lila en contextos específicos siguieron reglas de diseño donde, al modificar la tasa de emisión y la contribución de notas en cada contexto, existe variación para transmitir la información.

En los capítulos dos y tres investigamos cómo influyen y difieren aspectos acústicos como la fonología, sintaxis o composición de notas en el llamado de anidación por parejas reproductivas. Primero, en el capítulo dos analizamos estadísticamente la composición de notas y la sintaxis de los llamados de los machos, encontrando que existen notas exclusivas de ciertas áreas de anidación. Asimismo, encontramos que entre más cercano aniden dos machos vecinos, mayor será el repertorio individual de ambos. Finalmente, determinamos que existen reglas sintácticas en la secuencia de notas por macho y área de anidación, que varían visualmente entre individuos y áreas. Esto sugiere que la sintaxis podría tener un papel en la identificación individual y de grupo.

En el capítulo tres evaluamos experimentalmente si la fonología, sintaxis o la composición de notas influyen en el reconocimiento de la pareja. Realizamos experimentos de “playback” presentando a las hembras incubadoras el llamado de anidación del macho, en cuatro pruebas modificando los tres atributos acústicos y una prueba del llamado natural del macho sin modificar. Además, incluimos un control donde registramos el encuentro real del macho y la hembra. Encontramos que la modificación de cualquier atributo reduce la respuesta de la hembra, mientras las hembras no difieren en su respuesta al playback natural (sin modificar atributos) comparado con el control. Esto podría indicar una función crítica de la comunicación acústica en coordinar la reproducción para aves anidadoras de cavidad cuando carecen de contacto visual con la pareja, evitando así falsos positivos y riesgos a la nidada por conspecíficos o depredadores.

Finalmente, en el cuarto capítulo, probamos experimentalmente la importancia de la comunicación vocal en las interacciones entre vecinos y extraños. Realizamos pruebas de playback de una pareja vecina, otra extraña y un control (un carpintero) a parejas anidando, para comprobar si existía discriminación vocal entre vecinos y extraños. Las parejas focales presentaron mayor respuesta agonística hacia ambos vecinos y extraños, comparado con el control. La ausencia de discriminación vocal entre vecinos y extraños sugiere que las parejas consideran a cualquier conspecífico como competidor potencial o amenaza a la nidada.

Concluimos que el loro corona lila posee un sistema de comunicación vocal complejo, con una alta adaptabilidad ante contextos conductuales específicos o interacción con otros individuos. Esto refleja la importancia de estudios en la comunicación vocal en psitácidos, un grupo que debido al aprendizaje vocal y su complejidad social permiten entender mejor la evolución cultural de la comunicación en aves no canoras.

GENERAL ABSTRACT

Acoustic signals play an important role in communication for birds with a complex social organization, such as Psittaciformes. However, few studies have analyzed vocal communication in Psittaciformes, and no studies have integrated acoustic communication at different levels of social organization. Therefore, we analyzed vocal communication of the Lilac-crowned parrot (*Amazona finschi*) in the tropical dry forest of the Chamela-Cuixmala Biosphere Reserve at distinct levels of the individual, with a mated pair, and among groups.

In the first chapter we analyzed the vocal repertoire and its contextual flexibility over 9 behavioral contexts, registering a diverse repertoire of 101 note-types. Behavioral context significantly explained variations in acoustic characteristics, where the most common note-types were emitted in differing proportions in each context. Acoustic characteristics of Lilac-crowned Parrot vocalizations also followed design rules for specific contexts, where changes in the emission rate and proportional contribution of note-types in each context produce variation for information transmission.

In the second and third chapters, we evaluated the influence of variations in acoustic features of phonology, syntax, and composition of note-types in nesting calls for reproductive pairs. In Chapter Two we statistically analyzed note composition and syntax of male nesting calls, and determined that there were exclusive notes for certain nesting areas. We also determined that males nesting closer to a conspecific neighbor had larger vocal repertoires. Finally, we found that distinct syntactic rules applied for each nesting area, with variations among males in syntactic complexity. This indicates that syntax may play a role in individual and group identification.

In Chapter Three we experimentally evaluated whether phonology, syntax or note composition influenced mate recognition. We conducted playback experiments to incubating females presenting four trials of the male nesting call, three with modified attributes, and a playback of the natural unmodified male call. We included as a control, the female's response to a real encounter with the male. We found that modification of any attribute reduced response of the incubating female, whereas female response to the natural playback (without modification) did not vary from that of the control. This may indicate a critical function of acoustic signals in coordinating reproduction for cavity-nesting birds when they lack visual contact with their mate, thereby avoiding false positives and risks to the nest contents from conspecifics or predators.

Finally, in Chapter Four, given that parrots present territoriality around the nest, we experimentally tested the importance of vocal communication in interactions between neighbors and strangers. We performed playback tests of a neighboring pair, a stranger pair, and a control (Golden-cheeked Woodpecker) to focal nesting pairs, to evaluate vocal discrimination between neighbors and strangers. Focal nesting pairs presented a similar high agonistic response to both neighbors and strangers, compared to the control. This lack of neighbor-stranger vocal discrimination by parrots suggests that parent birds may consider any conspecific pair as a potential competitor, or threat to the nestlings.

In conclusion the Lilac-crowned Parrot has a complex vocal communication system, which is highly adaptable to specific behavioral contexts or individual interactions. This highlights the importance of studies on vocal communication in Psittaciformes, a group with vocal learning and social complexity, which may enable greater understanding of the cultural evolution of acoustic communication in non-oscine birds.

INTRODUCCIÓN GENERAL

Las señales acústicas tienen una influencia importante sobre la conducta de los animales, donde su función y su complejidad dependen del contexto conductual en que se desarrollan (Kroodsma y Byers 1991, Catchpole y Slater 2008). El mayor número de estudios acerca de la comunicación vocal se han realizado en aves Passeriformes (Catchpole y Slater 2008), con pocos estudios en aves no oscinas como los Psittaciformes (Bradbury et al. 2001, Wright et al. 2008). Los psitácidos son aves vocalmente interesantes debido a que presentan una estructura social compleja, utilizan señales acústicas en distintos contextos sociales, y de muestran aprendizaje vocal por ambos sexos durante toda su vida (Bradbury 2003). Todas estas características podrían influenciar fuertemente el tamaño y el uso del repertorio vocal e inducir variaciones vocales en su estructura y organización (Bradbury y Vehrencamp 2011).

Estudios del repertorio vocal en la comunicación animal se han enfocado en investigar la relación del repertorio vocal con la evolución de las especies (Rand y Ryan 1981), la conducta de los organismos (Winter et al. 1966) y sus relaciones filogenéticas (Ficken et al. 1978, McComb y Semple 2005). En aves, la mayoría de los estudios sobre repertorio vocal se han realizado empleando cantos en aves canoras territoriales (Catchpole y Slater 2008). Sin embargo, la mayoría de las aves tienen un repertorio vocal que varía en estructura acústica entre distintos contextos conductuales, no sólo en la reproducción (Hailman y Ficken 1996). Esto es importante debido a que la caracterización del repertorio vocal en distintos contextos conductuales permitiría comprender el comportamiento de las especies y cómo éstas han evolucionado en los mecanismos de comunicación vocal.

Las señales acústicas tienen el potencial de permitir el reconocimiento a diferentes niveles de organización social, desde un nivel individual hasta un reconocimiento a nivel

poblacional. Dentro de este reconocimiento, un aspecto importante de las vocalizaciones es que pueden presentar diferentes tipos de variación, como variación en la sintaxis (orden y tiempo de las notas), en la composición de notas (ocurrencia y abundancia relativa de tipo de notas), y en la fonología (variación fina en la estructura de las notas) (Yule 1996, Dahlin y Wright 2009). En cuanto al reconocimiento individual, esta variación podría indicar información acerca de los individuos (Freeberg y Lucas 2002, Bloomfield et al. 2004, Clucas et al. 2004, Charrier 2004, Bloomfield et al. 2005, Blumstein y Turner 2005), y miembros de grupo (Smith 1972, Mammen y Nowicki 1981, Nowicki 1983). Un reconocimiento individual efectivo permitiría a los individuos relacionarse, en muchos casos permitiendo fuertes lazos de pareja y/o una correcta coordinación durante el periodo reproductivo. Por otro lado, un reconocimiento efectivo de los miembros de grupo permitiría a los individuos evitar confrontaciones innecesarias, relacionarse con otros individuos y permanecer en grupo.

El reconocimiento vocal entre vecinos y extraños es importante principalmente para las aves territoriales, permitiendo reconocer de manera efectiva a competidores potenciales de posibles congéneres (Phillmore et al. 2002, Lovell y Lein 2004). La hipótesis del “querido enemigo” propone que el dueño de un territorio o sitio de anidación demostraría un mayor nivel de agresión territorial hacia un extraño que el mostrado hacia un vecino conspecífico familiar (Fisher 1954). Esto se debe a que un extraño implica mayores riesgos al desconocer su identidad y su estatus territorial, mientras que para los vecinos que tengan un territorio es menos probable que intenten pelear y obtener otro (Brunton et al. 2008). Los psitácidos pueden presentar alta actividad agonística alrededor de los nidos (Waltman y Beissinger 1992, Renton 2004) defendiéndolos de otros congéneres, sin embargo, se desconoce si éstos presentan distintos niveles de agresión según la identidad del intruso.

Por lo tanto, en el presente estudio se analizó la comunicación vocal del loro corona lila (*Amazona finschi*) en la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala, indicando su probable función y los mecanismos por los que ocurre a través de diferentes niveles de organización social: entre individuos, dentro y entre parejas, y el repertorio vocal de la especie. En el Capítulo 1 de la tesis, se determinó el repertorio vocal del loro corona lila caracterizando las vocalizaciones en distintos contextos conductuales para evaluar la diversidad de su repertorio. En los Capítulos 2 y 3, se analizó a nivel individual el papel de la composición, sintaxis, y fonología de los llamados de anidación en el reconocimiento individual. Por último, en el Capítulo 4 se evaluó la discriminación vocal a nivel poblacional comparando la respuesta de la pareja reproductora ante vocalizaciones de vecinos y extraños de la misma o diferente área de anidación.

CAPITULO 1: CONTEXTUAL FLEXIBILITY IN THE VOCAL REPERTOIRE OF AN AMAZON PARROT

Montes-Medina et al. *Frontiers in Zoology* (2016) 13:40
DOI 10.1186/s12983-016-0169-6

Frontiers in Zoology

RESEARCH

Open Access

Contextual flexibility in the vocal repertoire of an Amazon parrot



Adolfo Christian Montes-Medina¹, Alejandro Salinas-Melgoza² and Katherine Renton^{3*}

Abstract

Background: Understanding the role of avian vocal communication in social organisation requires knowledge of the vocal repertoire used to convey information. Parrots use acoustic signals in a variety of social contexts, but no studies have evaluated cross-functional use of acoustic signals by parrots, or whether these conform to signal design rules for different behavioural contexts. We statistically characterised the vocal repertoire of 61 free-living Lilac-crowned Amazons (*Amazona finschi*) in nine behavioural contexts (nesting, threat, alarm, foraging, perched, take-off, flight, landing, and food soliciting). We aimed to determine whether parrots demonstrated contextual flexibility in their vocal repertoire, and whether these acoustic signals follow design rules that could maximise communication.

Results: The Lilac-crowned Amazon had a diverse vocal repertoire of 101 note-types emitted at least twice, 58 of which were emitted ≥ 5 times. Threat and nesting contexts had the greatest variety and proportion of exclusive note-types, although the most common note-types were emitted in all behavioural contexts but with differing proportional contribution. Behavioural context significantly explained variation in acoustic features, where threat and nesting contexts had the highest mean frequencies and broad bandwidths, and alarm signals had a high emission rate of 3.6 notes/s. Three Principal Components explained 72.03 % of the variation in temporal and spectral characteristics of notes. Permuted Discriminant Function Analysis using these Principal Components demonstrated that 28 note-types (emitted by > 1 individual) could be correctly classified and significantly discriminated from a random model.

Conclusions: Acoustic features of Lilac-crowned Amazon vocalisations in specific behavioural contexts conformed to signal design rules. Lilac-crowned Amazons modified the emission rate and proportional contribution of note-types used in each context, suggesting the use of graded and combinatorial variation to encode information. We propose that evaluation of vocal repertoires based on note-types would reflect the true extent of a species' vocal flexibility, and the potential for combinatorial structures in parrot acoustic signals.

Keywords: Animal communication, Lilac-crowned Amazon, Psittaciformes, Signal design rules, Tropical dry forest

Abbreviations: GLMM, Generalised Linear Mixed Models; PCA, Principal Component Analysis; PC, Principal Component; DFA, Discriminant Function Analysis; pDFA, Permuted Discriminant Function Analysis

Background

Knowledge of the vocal repertoire of avian species and the association with behaviour enables further understanding of the function and complexity of vocal communication [1–3]. However, the majority of studies on avian vocal communication have been conducted on

passerines, with few studies on non-passerines [4–6], effectively narrowing our understanding of the array of signal design strategies for communication in the animal kingdom. Psittaciformes (parrots) are an interesting model for evaluating the behavioural context of the vocal repertoire as parrots have complex social systems that require a similarly complex communication system, and use acoustic communication in a variety of contexts [7], as well as being vocal learners able to acquire acoustic signals through social interaction [8]. Furthermore, parrots use

* Correspondence: krenton@stib.unam.mx

³Estación de Biología Chamela, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Apartado Postal 21, San Patricio-Melaque, Chamela, Jalisco CP 48980, México

Full list of author information is available at the end of the article



© 2016 The Author(s). **Open Access** This article is distributed under the terms of the Creative Commons Attribution 4.0 International License (<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>), which permits unrestricted use, distribution, and reproduction in any medium, provided you give appropriate credit to the original author(s) and the source, provide a link to the Creative Commons license, and indicate if changes were made. The Creative Commons Public Domain Dedication waiver (<http://creativecommons.org/publicdomain/zero/1.0/>) applies to the data made available in this article, unless otherwise stated.

their tongue to modulate sound independent of the source, analogous to that of humans, indicating a speech-like system in the emission of parrot vocalisations [9, 10].

Early studies of psittacine vocal repertoires classified vocalisations by onomatopoeic sound and visual representation in spectrograms [11–14]. Later studies used parametric description of spectrogram features to categorise vocalisations but lacked statistical quantification to objectively differentiate acoustic signals [15–19]. Some studies have attempted to statistically differentiate vocalisations by their temporal or acoustic properties. Univariate analyses of vocalisations found that acoustic signals used by the Blue-crowned Conure (*Aratinga acuticaudata*) varied significantly in emission rate of notes per second, particularly for alarm signals [20]. Long-range alarm calls of the Yellow-faced Parrot (*Aliphopsitta xanthops*) also had a significantly higher emission rate than flight calls, and greater amplitude than sentinel calls [21]. However, few studies have conducted comprehensive statistical analysis of a suite of acoustic traits to reliably differentiate vocalisations. Of these, guttural calls differed from other vocalisations of the Blue-fronted Amazon (*Amazona aestiva*) in note duration and bandwidth [22], while five call-types of the North Island Kaka (*Nestor meridionalis septentrionalis*) were differentiated primarily by call length and secondarily by maximum frequency [23].

In general, parrots have been found to present short- and long-range vocalisations [19, 21, 24] of notes with 0–6, and up to ten, harmonics [15–17, 20, 24–26]. Studies of vocal communication of Psittaciformes report from five to 15 calls that can be classified in discrete spectrographic or structural categories [12, 13, 17, 19–21, 23–28], where some vocalisations are given in a variety of contexts, but other vocalisations may be specific to a given behavioural context [19–21, 23–25, 27, 29]. In particular, van Horik et al. [23] determined a significant association of 5 calls of the North Island Kaka with three behavioural contexts of paired, perched, and flying, and Zdenek et al. [25] found a significant association of vocal syllables of the Palm Cuckoo (*Probuscoper aterrimus*) with five behavioural contexts.

Selection forces may drive the form or characteristics of vocal signals in accordance with signal design rules to attain optimal communication in a given behavioural context [3]. Design rules state that signals used in differing behavioural contexts should present features of range, locatability, duty cycle (duration and repetition rate), sender identification, within-individual variation, and form-content linkage that optimise coding of the information to be conveyed [3]. The importance of vocal communication in psittacine behaviour and social organisation is reflected by the fact that parrots use vocal signals in a variety of behavioural contexts, yet to date

no studies have conducted across-function comparisons of parrot acoustic signals in differing social contexts to identify the combination of design features that could optimise communication, and whether these conform to signal design rules.

Parrots use vocalisations of contrasting characteristics, with long-range acoustic signals where energy is concentrated at low frequencies, and short-range signals of high frequencies [22, 24, 27], suggesting that some design rules may be at play. Behavioural studies of the Lilac-crowned Amazon (*Amazona finschi*) indicate that vocal signals are used to coordinate nesting behaviour by the reproductive pair [30]. However, the characteristics of the vocal repertoire, context specificity of vocalisations, and how these conform to signal design rules, are still unknown. Therefore, in the present study we statistically characterised the vocal repertoire of free-living Lilac-crowned Amazons in distinct behavioural contexts. We aimed to determine whether parrots demonstrated contextual flexibility in their vocal repertoire, and whether these acoustic signals follow design rules that could maximise communication. In accordance with signal design rules [3], we hypothesised that alarm vocalisations would be context-specific, having acoustic characteristics of either flee (low, short, single vocalisation) or assembly (loud, broad, repeated) signals. On the other hand, aggressive threat signals should be more complex being either loud or soft, involve counter-calling, and have characteristics to encode information on body size or motivation. Similarly, nesting vocalisations should be directed at a specific receiver or nest-site, have a high duration or repetition rate, with a diverse repertoire, where both the male and female participate. Finally, we expected vocalisations emitted when perched or foraging to be of short-range, with low diversity and repetition rate, so as to maintain contact with conspecifics but avoid detection by potential predators.

Methods

We recorded vocalisations of free-living Lilac-crowned Amazons in the tropical dry forest of the Chamela-Cuixmala Biosphere Reserve (19°22'N 104°56'W to 19°35'N 105°03'W), on the coast of Jalisco, Mexico. The region has a marked seasonality in rainfall and plant phenology, with precipitation concentrated in 5 months (June to October), and a prolonged dry season [31, 32]. The main vegetation types within the reserve are dense deciduous forest on the hills and slopes, and taller semi-deciduous forest in valleys [33]. Deciduous forest has small trees with a canopy height of 8–12 m, where the majority of plants lose leaf-cover for 5–8 months of the year, whereas semi-deciduous forest has larger trees of 15–30 m height, most of which retain their leaves or drop leaves for 1–3 months

of the year [33, 34]. The Lilac-crowned Amazon is endemic to the Pacific coast of Mexico, and nests during the dry season from February to May [30]. Research permits for the study were granted by the Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales, Mexico.

Vocal recording

We recorded vocalisations emitted by parrots at nest-sites, and during opportunistic encounters while they were foraging and resting. Recordings of 61 individuals were made during the morning (07:30–11:00 h) and afternoon (17:00–19:00 h) when parrots are most active [35]. All recordings were made at about 30 m from focal individuals. Parrot vocalisations were recorded with a Marantz PMD 660 or Marantz PMD 670 solid state digital recorders, and a directional ME66/k6 microphone (Sennheiser Electronic) on a shock-mount pistol-grip. Recordings were saved on secure digital or compact flash cards as 16-bit wav files, with a sampling rate of 44.1 kHz or 48 kHz. We then resampled the 48 kHz recordings to standardise them to 44.1 kHz in Goldwave 5.57 (GoldWave Inc.). Recordings were viewed via spectrogram in Raven Pro 1.4 (Cornell Laboratory of Ornithology, New York) with a Hann window size of 592 samples, a 3 dB filter bandwidth of 107 Hz, a frequency grid with discrete Fourier transform size of 1024 samples and grid spacing of 43.1 Hz, and a time grid with a hop size of 59 samples and 90 % overlap, averaging 1 spectra.

Vocal analyses

We reviewed recordings to extract notes, defined as a continuous sound bordered by a silent interval [36]. Each note was saved in a single file, extracting the note from the original recording with 20 ms of silence at the beginning and the end of the note. ACMM then conducted visual comparison of spectrograms for each note to classify notes in different types. Although we carried out a full account of all notes emitted to evaluate the diversity of acoustic signals, we selected only note-types emitted more than once to describe vocalisations. For statistical analysis we used only note-types that were emitted at least five times across all recordings, and randomly selected five high-quality notes, with low background noise and a high signal-to-noise ratio, for each note-type. We measured five spectrographic variables in Raven Pro 1.4: i) note duration (ms); ii) low frequency (Hz); iii) high frequency (Hz), giving the lower and upper frequency bounds; iv) delta frequency or bandwidth (Hz), being the difference between the upper and lower frequency bounds; and v) number of harmonics. In addition, we used Sound Analysis Pro SA.04 [36, 37] to obtain 6 spectral derivatives for each note: i) mean pitch (Hz), or tone, is a measure of the period of

oscillation, or number of cycles made by a sound wave in a unit of time; ii) variance of pitch; iii) mean frequency (Hz), estimates the central tendency of the distribution of power across frequencies; iv) goodness of pitch (Hz), is the peak of the power spectrum for harmonic pitch; v) frequency modulation (deg), is the slope angle of frequency contours; and vi) Weiner entropy, gives a measure of order in the waveform of the sound on a logarithmic scale of 0 (disorder) to minus infinity (complete order). We thereby obtained a total of 11 variables for each note.

Vocalisations were associated with nine behavioural contexts [7, 19, 20, 24, 27]: 1) Nesting activity, when the male returned to the nest after foraging, and called the incubating female who vocalised on leaving the nest-cavity to be fed [30]; 2) Threat interactions of agonistic encounters between conspecifics, usually around the nest 3) Alarm vocalisations emitted in the presence of potential predators; 4) Foraging, emitted by individuals while foraging in trees; 5) Perched, when parrots were perched inactive or at rest in a tree; 6) Take-off, vocalisations emitted seconds before, during and after flight take-off by parrots; 7) Flight, obtained from flying parrots; 8) Landing, vocalisations of parrots on final flight approach to land in a tree; and 9) Food soliciting, begging by nestlings soliciting food from parent birds, and nesting females soliciting food from males.

Given the difficulties of capturing and marking free-ranging parrots, we considered individual identification based on nest-site ownership for recordings obtained at nest sites. Reproductive pairs of Lilac-crowned Amazons are highly synchronous in nesting behaviour [30]. Therefore for many of the behavioural contexts we used vocalisations recorded at different nest-sites where we could be confident of individual identification. For recordings of behavioural contexts away from nest-sites (foraging, flight), we used only recordings obtained on different days and those that were sufficiently separated by distance among sites to potentially represent different individuals, considering the daily foraging distances travelled by Lilac-crowned Amazons [38]. We were able to distinguish between male and female parrots at nests, as only the female incubates [30]. Therefore, we described both male and female nesting vocalisations, but as this was not possible for other behavioural contexts we did not separate nesting vocalisations by gender for statistical analyses of acoustic parameters among contexts. We collected 75 h of non-continuous recordings over all behavioural contexts, obtaining a total of 8622 notes emitted by 61 Lilac-crowned Amazon individuals that could be spectrographically classified in 152 note-types.

Statistical analyses

A third of note-types were emitted only once, and were not considered in further analyses, leaving a total of 8571 notes that comprised 101 note-types emitted at least twice. For each of the nine behavioural contexts, we determined the emission rate of notes per second, calculated as the total number of notes emitted divided by time from when the first note was emitted to the last note for that context, which was used as a measure of intensity of vocal activity during the recording period for each behavioural context. We also determined the frequency of occurrence of the most common note-types emitted by adult parrots across all recordings in each behavioural context, and applied chi-square contingency table analysis to determine whether note-types were associated with a specific behavioural context. We calculated adjusted standardised residuals for each cell [39] to determine which notes were used more than expected in each context.

For statistical analyses of acoustic parameters, we eliminated 43 note-types that were emitted less than five times, or had poor quality recordings with a lot of background noise or overlapped other notes. This gave a total of 58 note-types of sufficient sound quality and frequency of emission that were used in statistical parameter analyses among behavioural contexts. We used Generalised Linear Mixed Models (GLMM) fit by maximum likelihood, where we considered behavioural context as a fixed effect, and included individual identity as a random effect across contexts. We excluded the food soliciting context from these analyses, as this included vocalisations of nestlings that were not considered in other contexts. We applied GLMM with log-link using a negative binomial error distribution that showed the best fit to the plot of residuals for the vocal parameters of emission rate, duration, low and high frequencies, and bandwidth. To evaluate number of harmonics among contexts, we employed GLMM with log-link and a Poisson error distribution model that best fit the residuals for the data. We obtained significance values by performing likelihood ratio tests comparing the full model including the effect of behavioural context against the reduced model without the effect. We compared parameter estimates with the intercept, set as the context with lowest mean values. We used the Automatic Differentiation Model Builder (glmmADMB) package [40] to run negative binomial GLMMs, and the lme4 package [41] for the Poisson distribution GLMM, both available in R 3.2.3 [42].

To acoustically discriminate among note-types emitted by adults taking into account individual variation in notes, we selected a data set of 28 note-types that were emitted by more than one individual from the 58 note-types emitted at least five times. We first applied

principal component analysis (PCA) on the data set of 28 note-types to convert the 11 spectral and time variables for each note to a reduced set of linearly uncorrelated variables. We then used the Principal Components with eigenvalues >1 in a permuted Discriminant Function Analysis (pDFA) with a nested design that deals with potential non-independence of data when several vocalisations from one individual are included in the data set [43]. Acoustic parameters were considered to aid differentiation among note-types when the observed correct classification was significantly higher (with $P < 0.05$) than the expected correct classification for the null hypothesis of no discrimination among note-types. The expected distribution of the correctly classified signals under the null hypothesis that note-types cannot be acoustically discriminated was obtained performing 1000 permutations. The pDFA was performed using a script for R version 3.0.1 [42] written by R. Mundry, based on the function `lda` of the R package MASS [44]. Datasets for the statistical analyses are provided in an additional Excel file (Additional file 1). Descriptive statistics are presented as mean with standard error, applying a $P < 0.05$ significance level for statistical analysis.

Results

Design characteristics of vocalisations by behavioural context

We provide descriptions of acoustic and behavioural characteristics of each context in an additional Word file (Additional file 2). Overall, a total of 73 note-types were exclusive to a particular behavioural context (Table 1), although the majority of these were emitted infrequently, as shown in Additional file 3: Table S1 that gives the percent emission in nine behavioural contexts for the 101 note-types emitted at least twice (Additional file 3). The greatest variety of 64 note-types were emitted during threat contexts (Table 1). Threat interactions also had the highest number of exclusive notes, where 64 % of note-types emitted during threat interactions were exclusive to this context (Table 1). Vocalisations emitted during threat contexts often involved counter-calling between conspecifics, and were sometimes accompanied by visual displays, such as the wing display where parrots raised both wings in an arc above the body [45], or the tail-fan (Additional file 2). Nesting vocalisations were also highly diverse, with the second-highest number of exclusive notes (Table 1), particularly with regard to male vocalisations where 51.9 % of note-types were exclusively used to call the female from the nest. Among these, the exclusive note Z4 was emitted by males on final approach to the nest, and was spectrographically and acoustically similar to the 'grr-uip' vocalisation reported for the Blue-fronted Amazon [24], as shown in

Table 1 Frequency of 101 note-types emitted more than once by Lilac-crowned Amazons in nine behavioural contexts

Behavioural context	Parrot individuals	Behavioural encounters	Total mins recorded	Total notes emitted	Number of note-types	Number of exclusive note-types
Alarm	6	4	3.2	577	9	0
Threat	32	15	35.2	1534	64	41
Flight	28	24	6.7	525	15	5
Take-off	14	14	3.4	238	14	1
Landing	18	29	29.2	1196	24	5
Perched	18	14	19.4	298	16	1
Foraging	6	12	3.5	451	14	2
Soliciting food (Adult, Chicks)	10 (8, 2)	5 (4, 1)	8.3 (4.7, 3.6)	193 NA	11 (10, 1)	3 (2, 1)
Nesting (Male, Female)	36 (21, 15)	160, 39	92.1 (89.3, 2.8)	3565 (3423, 142)	27 (25, 8)	16 (14, 1)

an additional figure (Additional file 4) and audio file (Additional file 5). By comparison, alarm vocalisations given in the presence of avian predators such as the Crane Hawk (*Geranospiza caerulescens*) and Collared Forest Falcon (*Micrastur semitorquatus*) had the lowest variety of only nine different note-types, none of which were exclusive to alarms (Table 1). These may be similar to assembly signals as on one occasion we observed 6 Lilac-crowned Amazons flying to congregate with another vocalising pair in response to their alarm calls given on approach by a pair of Collared Forest Falcons.

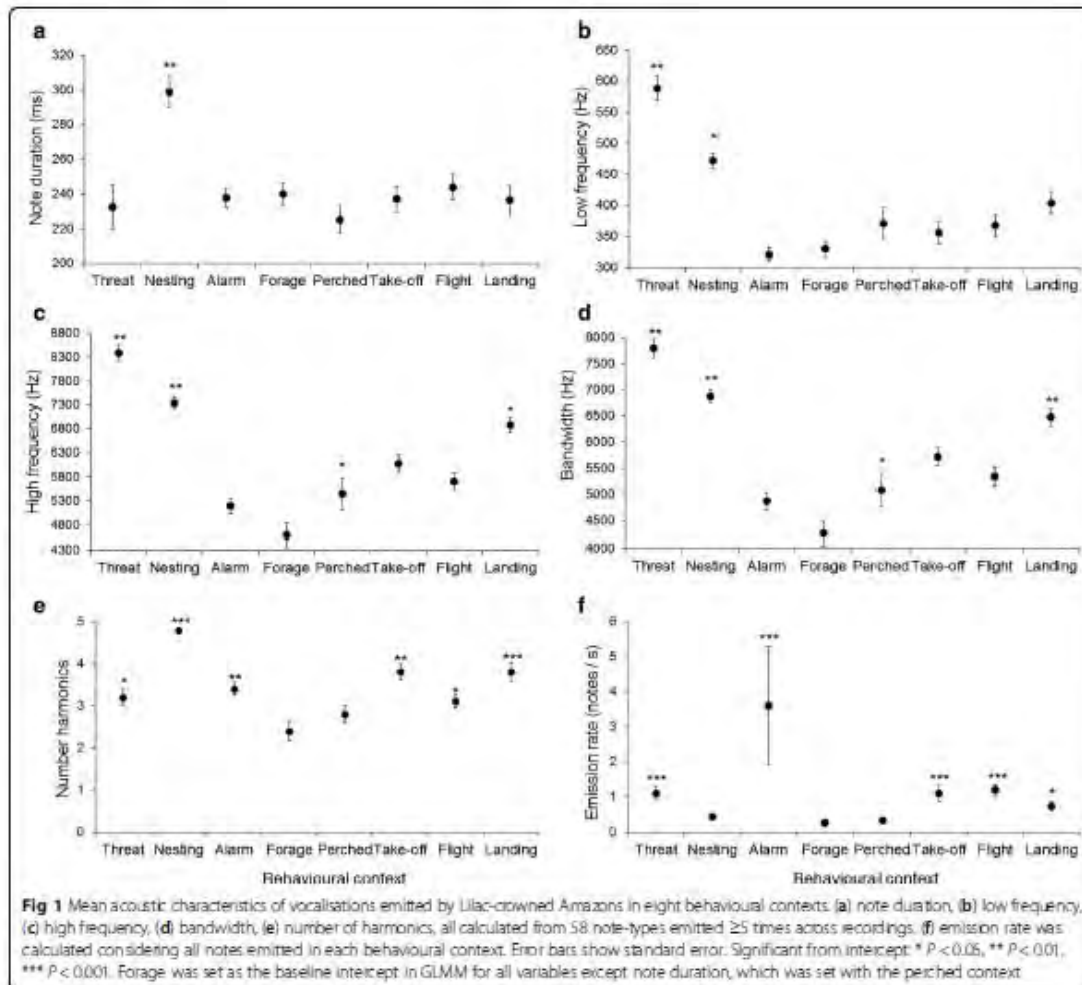
Acoustic parameter analysis for 58 note-types emitted ≥ 5 times, determined that including behavioural context as a fixed factor in GLMMs significantly explained variations in note duration (GLMM: $\chi^2 = 18.2$, $P = 0.011$), low frequency (GLMM: $\chi^2 = 74.2$, $P < 0.001$), high frequency (GLMM: $\chi^2 = 53.5$, $P < 0.001$), bandwidth (GLMM: $\chi^2 = 46.1$, $P < 0.001$), number of harmonics (GLMM: $\chi^2 = 50.0$, $P < 0.001$), and emission rate (GLMM: $\chi^2 = 75.5$, $P < 0.001$). The behavioural contexts with most distinct acoustic characteristics were nesting and threat interactions (Fig. 1). Nesting vocalisations had on average notes of longer duration, with the greatest number of harmonics compared to other contexts (Fig. 1). In general, most note-types had three to four harmonics (Mean: 3.4 ± 1.76 harmonics, range = 0–13 harmonics, $n = 58$ note-types), a characteristic of long-range signals in other Amazon parrots [24]. The behavioural contexts of nesting and threat interactions had notes with higher low and high frequencies, and broad bandwidth (Fig. 1). By comparison, alarm vocalisations were distinct in their high emission rate of 3.6 notes/s (Fig. 1), while contexts of perched and foraging had low vocal activity (Fig. 1).

Classification by note-type

Considering all notes emitted over all behavioural contexts, seven note-types (Fig. 2a) represented more than 80 % of all notes emitted, and are included in additional

audio files (Additional files 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, and 14). Of these, note-types C (26.4 % of notes), B (23.7 %), and J4 (11.5 %) were emitted most frequently, and used in the majority of behavioural contexts. Notes B and C were emitted in all behavioural contexts, but with greater percent contribution in contexts where it was necessary to attract attention of the group or individual such as in alarm, threat, flight, landing, and nesting vocalisations (Fig. 3). By comparison, note J4 was used mainly when foraging, soliciting food, just prior to take-off, and when perched at rest (Fig. 3). The frequency of emission for the seven most-common note-types was significantly associated with behavioural context ($\chi^2_{5,4} = 3984$, $P < 0.001$). In particular, note-type J4 was used significantly more when foraging (57 % of notes emitted; cell $z = 30.3$), soliciting food (39 %; cell $z = 16.7$), just prior to take-off (32 %; cell $z = 9.8$), and when perched (22 %; cell $z = 5.0$). The other most common note-type emitted by parrots when perched was note D, which comprised just under half of notes emitted when perched (Fig. 3), and was emitted significantly more than expected in this context (cell $z = 28.0$). Note C was the most common note-type used in threat context (26 %; cell $z = 5.9$; Fig. 3), with the growl-like note E also emitted more frequently than expected in threat interactions (cell $z = 11.4$), but used infrequently in other contexts (Fig. 3). Alarm vocalisations were characterised by note B (45 %; cell $z = 8.7$), although note C2 was also emitted more than expected in alarm contexts (24 %; cell $z = 20.3$), and these two notes comprised almost 70 % of notes emitted in alarm contexts. Note-type C2 was particularly characteristic of female nesting vocalisations (52 %; cell $z = 26.4$), while male nesting vocalisations were characterised by note-types C (30 %; cell $z = 6.5$) and B (27 %; cell $z = 6.8$).

Principal Components Analysis performed with 11 spectral and temporal variables yielded three principal components with eigenvalues > 1 for 28 note-types emitted ≥ 5 times, where each note-type was emitted by > 1 individual



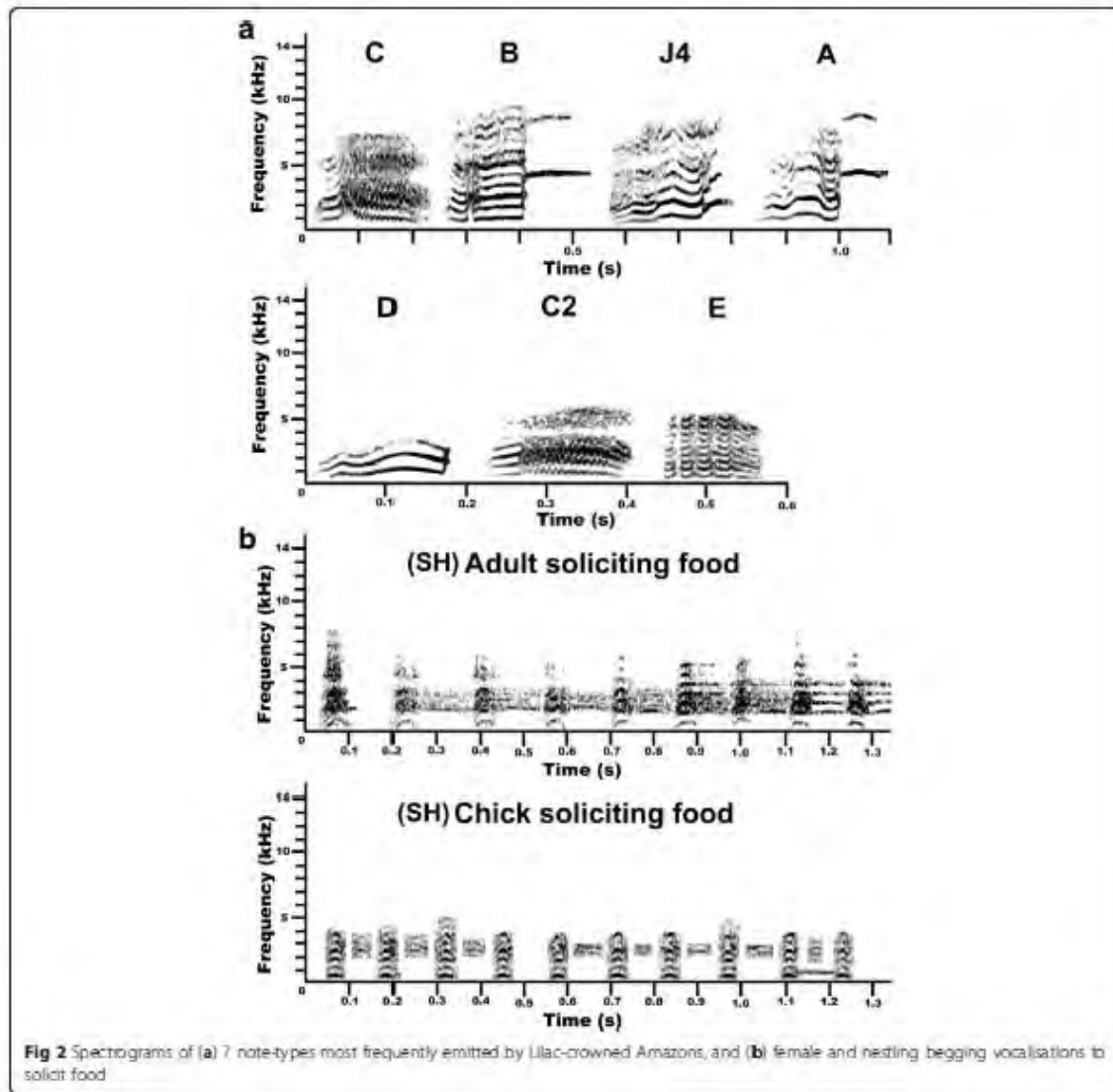
(Table 2). These components explained 72.03 % of total variance among notes. The variables with greatest loading on Principal Component 1 were variance of pitch, frequency modulation, goodness of pitch, and duration (Table 2). Component 2 was influenced mainly by mean pitch, low frequency, and Weiner entropy (Table 2). The parameters with greatest weight for Principal Component 3 were bandwidth, high frequency, and number of harmonics (Table 2). Discriminant Function Analysis (DFA) for categories of 28 note-types using these three components determined an observed correct classification of 72.7 % that was significantly larger than the expected correct classification for the null hypothesis (Expected = 24.0 %; $P = 0.001$). Similarly, when analysis was controlled by individuals in the pDFA for 28 note-types emitted by more than one individual, the 46.9 % observed correct

classification was significantly larger than the 9.6 % expected correct classification by chance ($P = 0.001$).

Discussion

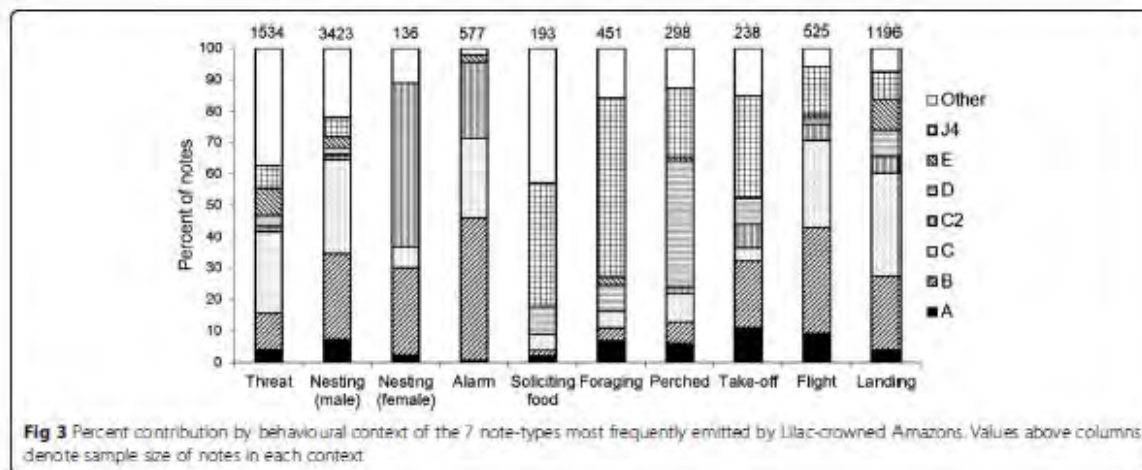
High vocal diversity

The Lilac-crowned Amazon demonstrated a high diversity of 101 note-types emitted more than once, with 58 note-types emitted at least five times, which is one of the largest vocal repertoires so far recorded for Psittaciformes [12, 13, 19–21, 23–29]. However, most studies report calls [12, 13, 15–17, 19–24, 27, 28], or vocalisations [14, 18] that may comprise a number of notes. Fernández-Juricic et al. [24] describe nine call types for the Blue-fronted Amazon, where just the guttural call has at least 23 different note-types [22], and breeding season songs have 17 note-types [24]. Conversational chattering by the Brown-headed



Parrot (*Poicephalus cryptoxanthus*) also comprises 23 note-types [17]. Similarly, de Moura et al. [19] classified 9 vocalisations comprised of a total of 36 note-types for the Orange-winged Amazon (*Amazona amazonica*), and May [26] identified 39 acoustic call types for the Grey Parrot (*Psittacus erithacus*). In a similar approach to the present study, Zdenek et al. [25] identified 27 structurally distinct note-types in the vocal repertoire of the Palm Cockatoo. These studies demonstrate that many parrot species have a high diversity of 23–40 note-types commonly used in the vocal repertoire, with the Lilac-crowned Amazon presenting one of the most diverse vocal repertoires, having 58 commonly used note-types.

One explanation for the high diversity of note-types found in our study may be that we have a high recording sample. However, our sample of 75 h of recordings is in the mid-range of that reported by other studies, with lower recording samples of 10 h obtained by Fernández-Juricic and Martella [22] and 30 h by May [26], but larger samples of 100 h reported by Fernández-Juricic et al. [24] and 210 h obtained by Zdenek et al. [25]. Therefore, sample size of recordings is unlikely to explain the high diversity of note-types found in our study. A number of hypotheses may explain this high diversity of vocalisations for the Lilac-crowned Amazon and other parrots, such as acoustic adaptation to forest



habitats, social complexity, and ecological characteristics of species.

The Lilac-crowned Amazon may require a larger vocal repertoire to facilitate communication in a complex forest habitat [46, 47]. This could be of particular importance in the tropical dry forest where there is dramatic seasonal variation in phenological characteristics of the forest [32], and the two main habitats of deciduous and semi-deciduous forest have differing vegetation structure [33, 34]. According to the acoustic adaptation hypothesis [46–48], variations in habitat structure affect sound transmission [48, 49] leading to the selection of signals structured to transmit with minimal distortion through native habitat [46–48]. Forests are complex environments,

and even slight changes in vegetation structure would have effects on sound transmission with vocal learning species able to rapidly adapt acoustic signals [47], potentially leading to greater diversity in vocal communication [3].

Social organisation may also influence vocal repertoire for species such as parrots, with large, complex social groups. The social complexity hypothesis [50] states that groups with complex social systems require more complex communicative systems to regulate interactions and relations among group members. This variety of social interactions may then lead to the development of large vocal repertoires [50–52]. Parrots exhibit complex social systems [7] where for most species the basic unit is the mated pair, but species such as the Lilac-crowned Amazon also form large communal roosts, smaller foraging flocks, and are territorial around nests in the breeding season [30, 53]. Other parrot species with a large diversity of note-types in vocal repertoires, such as the Brown-headed Parrot, Orange-winged Amazon, Blue-fronted Amazon, and Grey Parrot, exhibit similar flexibility in social organisation [17, 19, 24, 26]. This provides many occasions when individuals may switch group affiliation, requiring mechanisms for recognizing individuals, potentially increasing vocal diversity. Parrots also establish dominance hierarchies by vocal communication [7], requiring complex vocal repertoires to maintain this social complexity. A simple, auditory description of vocalisations by three parrot species in Australia appears to indicate that the species with a more complex hierarchy of groups and individuals has the greatest number of distinct auditory signals [54]. Pidgeon [12] also suggests for five Australian parrot species, that species with more agonistic interactions have a greater number of auditory signals. However, no studies have as yet evaluated the social complexity hypothesis with regard to parrot vocal communication.

Table 2 Principal Components with eigenvalues >1 for 28 note-types emitted ≥ 5 times across the study, where each note-type was emitted by >1 individual of the Lilac-crowned Amazon.

	PC1	PC2	PC3
Overall eigenvalues	3.49	2.67	1.76
Explained variation (%)	26.3	23.4	22.3
Variance Pitch	0.805	0.384	0.211
Frequency Modulation	0.794	-0.325	-0.032
Goodness of Pitch	-0.704	0.157	0.293
Duration	-0.697	-0.104	0.297
Mean Pitch	-0.165	0.857	0.158
Low Frequency	0.083	0.775	-0.058
Weiner Entropy	0.531	-0.659	-0.158
Mean frequency	0.483	0.585	0.133
Bandwidth	-0.037	0.176	0.942
High frequency	-0.026	0.268	0.916
Harmonics	-0.287	-0.266	0.663

Bold text highlights variables with greatest weighting for each component ($r > 0.60$)

Bradbury and Balsby [55] recently suggest that diet-driven social dynamics may explain extensive vocal learning in Psittaciformes. Parrots consume highly variable plant resources of flowers, fruits, or seeds [56], requiring extensive knowledge of potential food resources, and foraging in flexible flocks over a wide area, where vocal learning with the acquisition of new acoustic signals would facilitate identification of individuals with knowledge of food sources [55]. The Lilac-crowned Amazon has a predominantly granivorous diet [57], uses communal roosts [53], and forms foraging flocks with large home-ranges [38]. This species also undertakes seasonal migrations to track food resources [53, 57] that may require a capacity to learn new vocalisations in different regions, habitats, and social groups [58, 59]. Parrot species with vocal learning have been found to modify their vocalisations on relocation to new sites with new social groups [60], and migratory behaviour is associated with larger song repertoires within genera of passerine birds [61]. Therefore, given that parrots maintain vocal learning ability throughout life [7], individuals may encounter and acquire new elements in the vocal repertoire during long-distance movements, and interchange among foraging flocks, leading to high vocal diversity and a low proportion of context-exclusive notes, as found in the vocal repertoire of the Lilac-crowned Amazon.

The Orange-fronted Parakeet (*Eupsittula canicularis*) also inhabits seasonal tropical dry forest, and exhibits fission/fusion flock dynamics [7], but the species has a smaller vocal repertoire [7, 11, 62] compared to the Lilac-crowned Amazon. Therefore, other factors may be influencing vocal diversity of the Lilac-crowned Amazon. One factor may be the larger ranging areas of the Lilac-crowned Amazon with an average home-range estimated to be 4674 ha [38] compared to 666 ha for the Orange-fronted Parakeet which exhibits range lengths of just 6–9 km [63]. Larger movements by the Lilac-crowned Amazon mean that the species is likely to encounter heterogeneous environmental and social conditions that could promote diversity in the vocal repertoire. Another key ecological difference is that the Orange-fronted Parakeet excavates nest-cavities in arboreal termitaria [11] that are generally abundant resources but with only short-term longevity [64, 65]. By comparison, most parrot species, including the Lilac-crowned Amazon, depend on pre-existing naturally-formed tree-cavities [56] that are limited but long-term resources, and exhibit intense intraspecific competition for nest-sites [45]. High vocal diversity may serve to intimidate conspecifics, particularly competitors for nest-cavities, and may reflect selective pressures for a larger vocal repertoire during territorial defense. In support of this, we found greater vocal diversity of Lilac-crowned Amazons in threat interactions

with conspecifics around nests compared to other behavioural contexts. Therefore, we consider that competition with conspecifics for scarce, suitable tree-cavity resources may be a contributing factor increasing social complexity and vocal diversity. Hence, the Lilac-crowned Amazon may have a diverse vocal repertoire given that the species inhabits a heterogeneous, seasonal, forest environment, has complex social dynamics including strong intraspecific competition for nest-sites, ranges over a large area, and undertakes long-distance migrations to alternate habitats and regions, all of which may require vocal adaptation to changing environmental conditions and social complexity.

Design characteristics of the vocal repertoire

Behavioural context significantly explained variations in acoustic characteristics of vocalisations emitted by the Lilac-crowned Amazon. In accordance with signal design rules, threat vocalisations were on average of short duration, with a high emission rate, broad bandwidth, and frequently involved counter-calling, which may encode information on motivation in threat vocalisations. Threat vocalisations were not of low frequencies that could indicate large body size, but had the highest frequency values of all contexts. This may reflect the short-range aspect of threat signals as sender and receiver are generally in close proximity. Furthermore, parrots frequently combined acoustic threat signals with visual displays that may effectively indicate body size, motivation, and an escalation of aggression. Other parrot species have also been reported to use compound signals of high frequency vocalisations with visual displays in threat context [19, 21, 24]. These features correspond to the design rules for threat displays, where a high vocal diversity of notes emitted by Lilac-crowned Amazons, and their combination with visual displays, would permit encoding of additional information on status, body size, intensity, and motivation during threat interactions [3].

Nesting vocalisations were also of high frequency, being short-range signals used between the nesting pair. Nesting vocalisations had the longest note duration which would increase their duty cycle, or percent of time that the signal is active, and broad bandwidth that may have capacity to carry more information in the signal. These are similar to the design rules for courtship signals having both male and female components that are given in a specific sequence [3], although in this case the pair is already mated. This suggests that nesting vocalisations may have a similar role in coordinating activities of the nesting pair; however, experimental evidence is required to determine the function of acoustic signals in nesting contexts.

Alarm signals comprised notes of relatively short duration, with low frequencies, short bandwidth, and had the highest emission rate of 3.6 notes/s. Other parrot

species also present alarm vocalisations with high emission rates of short, repeated notes [21, 27, 66]. Wheatcroft [67] determined that various bird species use increased signal repetition rate on approach by a predator, which is recognised as a contextual cue by both adults and nestlings influencing their responses. The low frequencies of alarm signals emitted by the Lilac-crowned Amazon may increase their range through forest habitats as low frequency sounds are less easily absorbed and travel further than high frequency sounds [49]. Features of alarm signals may vary between the extremes of flee and assembly signals, with alert signals having intermediate features [3]. In the case of the Lilac-crowned Amazon, alarm signals given in response to avian predators had features of alert or assembly signals, which are short pulses that are regularly repeated to attract attention and enable location of the sender, rather than flee signals designed to reduce locatability of the sender [3].

Foraging and perched contexts had the lowest emission rates of only 0.3 notes/s that were of low frequencies, short bandwidth, and with few harmonics. This would reduce locatability of individuals where there is a potential cost in attracting predators while individuals are resting, or distracted by foraging. It may also be that vocalisations given in these contexts only need to indicate presence, and therefore do not require greater complexity to communicate more information. It should be noted however, that sample sizes were low for some behavioural contexts, which could be influenced by individual differences, limiting our conclusions on the acoustic characteristics of these contexts. Evidence from playback experiments is also needed to determine the function of acoustic signals used in distinct behavioural contexts.

Contextual Flexibility in use of notes

Note-types could be discriminated by acoustic features, with more than half of all note-types being exclusive to a specific behavioural context, although the seven most common note-types were emitted by Lilac-crowned Amazons in a variety of contexts, but with differing proportional contribution in each context. The common notes B and C were used by Lilac-crowned Amazons with greater frequency in high intensity behaviours of threat, nesting, alarm, and flight, whereas notes J4 and D had greater proportional contribution in low intensity behaviours of foraging, prior to take-off, or when parrots were perched at rest.

Threat contexts had the highest variety of notes, and greatest number of exclusive notes, which may reflect a greater complexity of vocalisations. Zelenek et al. [25] suggest that the complex vocal repertoire of the Palm Cockatoo functions in year-round territorial defense.

This has been observed in songbirds, where larger song repertoires are more effective at deterring invaders than small or single-song repertoires [68]. In particular, the growl-like note E that was emitted more frequently than expected in threat context may be similar to the soft vocalisations produced by songbirds in aggressive encounters that are reliable indicators of motivation [69–71].

The next most vocally diverse context for Lilac-crowned Amazons was that of nesting vocalisations, particularly with respect to vocalisations of males calling females out of the nest-cavity. The variety of notes and high proportion of exclusive notes emitted by males when calling the nesting female may permit encoding of individual identity, particularly during incubation of eggs or nestlings when the female lacks visual contact with the male from within the nest-cavity. However, it may be that only a small sample of a vocalisation is required for individual recognition, as Mockingbirds (*Mimus gilvus*) were found to respond to playbacks of conspecifics within seconds, even when presented with only a fraction of the hundreds of song types available per singer [72]. In this sense, the exclusive note Z4 emitted by males on final approach to the nest may contain information on individual identity, alerting the incubating female to her mate's arrival. The high vocal diversity we found for threat and nesting contexts could be a result of longer recording times, increasing the sample size for these contexts. However, we have equally long recording times for foraging and landing contexts, and these do not show similar vocal diversity, particularly in the number of exclusive notes. Therefore the incorporation of a high number of exclusive notes in threat and nesting contexts may reflect the complexity of interactions and amount of information to be communicated.

By comparison, alarm vocalisations had the lowest variety of note-types, and contrary to expectation, these were not context-specific, but consisted in frequent repetition of three commonly used note-types (B, C, and C2). The Japanese Great Tit (*Parus minor*) has been shown to use acoustically discrete alarm signals for snake predators, but does not use predator-specific alarm signals when mobbing avian predators [73]. Instead of discrete signals for different species of avian predator birds may vary note repetitions and combinations in compositional syntax to encode information about predator type [73, 74]. It would be interesting therefore to determine whether parrots give different types of alarm signals for terrestrial predators as opposed to avian predators.

Finally, in foraging and perched contexts Lilac-crowned Amazons predominantly used note-types J4 and D, which comprised >60 % of notes emitted and were produced more than expected in these contexts. This contextual flexibility in the use of notes across behavioural contexts

may suggest that the vocal repertoire contains a large amount of redundancy in acoustic signals [3]. Alternatively, it may indicate that parrots use graded or combinatorial variation to encode information for different contexts, where the compositional syntax, or the way in which notes are combined, is essential for communicating different messages [74–77].

Our findings on note-type composition in different behaviour contexts suggest that Lilac-crowned Amazons use a variety of strategies for acoustic communication. Other parrot species have also been found to emit calls or notes in a variety of behavioural contexts [13, 20, 22–24], although no studies have determined the cross-functional contribution of commonly used notes in differing behavioural contexts. Functional or contextual flexibility in vocalisations has been determined in non-human primates [78], but there is a paucity of evidence to evaluate the existence of this in other animal groups. Nevertheless, some studies have determined that avian species with small repertoires may use combinatorial structures in compositional syntax to achieve greater communicative complexity [74, 75]. Experimental evidence could determine the acoustic strategies and combinatorial structures employed by parrots for communication in different contexts.

Conclusions

The Lilac-crowned Amazon presents a diverse vocal repertoire of note-types that are used in a variety of behavioural contexts. This may provide more dimensions for encoding information, which could help the Lilac-crowned Amazon to deal with the constraints imposed on communication within a complex social and natural environment. It is important to evaluate not just the acoustic features and types of notes emitted in each behavioural context, but the compositional syntax of notes used in different contexts [74–77]. Therefore, we propose that evaluation of parrot vocal repertoires based on note-types emitted as the basic unit would reflect the potential vocal diversity of each species. Statistical analysis of the acoustic features of notes, their contribution in each behavioural context, and their combinatorial structures, would reflect the true extent of the species' vocal flexibility. This would enable comparative studies of vocal diversity among psittacine species to evaluate the relationship of vocal repertoire with habitat structure and social organisation. The cross-functional use of vocalisations by parrots in differing behavioural contexts also makes them ideal species for elucidating signal design rules for differing social functions [3]. Understanding the vocal repertoires of free-living Psittaciformes is essential as a foundation for future research on the extensive vocal learning abilities of parrots [55], the use of combinatorial structures in vocal communication, and the parallels with human language development.

Additional files

- Additional file 1:** Datasets for statistical analyses by context and note-type. (XLSX 116 kb)
- Additional file 2:** Descriptions of behavioural and acoustic characteristics in each context. (DOCX 15 kb)
- Additional file 3: Table S1.** Percent emission by Lilac-crowned Amazons in nine behavioural contexts for 101 note-types emitted at least twice across all recordings. (DOCX 24 kb)
- Additional file 4:** Spectrogram of note Z4 emitted by males on approach to the nest. (TIF 593 kb)
- Additional file 5:** 16-bit WAV sound file of note Z4 emitted by a male Lilac-crowned Amazon on final approach within sight of the nest. (WAV 116 kb)
- Additional file 6:** 16-bit WAV sound file of note C emitted by a Lilac-crowned Amazon. (WAV 294 kb)
- Additional file 7:** 16-bit WAV sound file of note B emitted by a Lilac-crowned Amazon. (DOCX 15 kb)
- Additional file 8:** 16-bit WAV sound file of note A emitted by a Lilac-crowned Amazon. (DOCX 24 kb)
- Additional file 9:** 16-bit WAV sound file of note C2 emitted by a Lilac-crowned Amazon. (TIF 593 kb)
- Additional file 10:** 16-bit WAV sound file of note E emitted by a Lilac-crowned Amazon. (WAV 46 kb)
- Additional file 11:** 16-bit WAV sound file of note J4 emitted by a Lilac-crowned Amazon. (WAV 20 kb)
- Additional file 12:** 16-bit WAV sound file of note D emitted by a Lilac-crowned Amazon. (WAV 24 kb)
- Additional file 13:** 16-bit WAV sound file of train of begging notes by a female Lilac-crowned Amazon to the male. (WAV 25 kb)
- Additional file 14:** 16-bit WAV sound file of train of begging notes emitted by nestling Lilac-crowned Amazons in presence of the parent birds. (WAV 19 kb)

Acknowledgments

The study was conducted in partial fulfillment of a Ph.D. degree by ACMM at the Posgrado en Ciencias Biológicas, of the Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). We are grateful to the Fundación Ecológica de Cuixmala A.C. for logistical support. We thank Karen Esquivel for assistance in the field and with analysis of sound recordings, and are grateful to Lynda Kiere for assistance with GLMM analysis. Research permits were authorised by the Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales of Mexico. The Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM, and Estación de Biología Chamela, Instituto de Biología, UNAM provided facilities for the preparation of this manuscript. We are grateful to the anonymous reviewers and Associate Editor for their constructive comments that greatly improved the manuscript.

Funding

Funding for the research was provided by the Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) through project grants 179877 to KR, and C-965/2014 for ASM, while the Fundación Ecológica de Cuixmala provided logistical support. CONACYT also provided a Doctoral scholarship to ACMM (231685), and postdoctoral grant to ASM (98294).

Availability of data and materials

The datasets supporting the conclusions of this article are included within the article and additional files (Additional files 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, and 14).

Authors' contributions

KR, ASM, and ACMM conceived and designed the study. ACMM and ASM generated field data. ACMM, ASM, and KR analysed and interpreted the data. All authors wrote, revised, and approved the final version of the manuscript for publication.

Competing interests

The authors declare that they have no competing interests.

Consent for publication

Not applicable.

Ethics approval and consent to participate

The study involved free-ranging individuals which were not manipulated by researchers. Permits for the research were granted by the Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales, Mexico.

Author details

¹Posgrado en Ciencias Biológicas, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad Universitaria, Mexico City, Mexico. ²Facultad de Biología, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Ciudad Universitaria, Morelia, Michoacán, Mexico. ³Estación de Biología Chamela, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Apartado Postal 21, San Pablo-Relaqué, Chamela, Jalisco CP 48980, Mexico.

Received: 29 March 2016 Accepted: 8 August 2016

Published online: 26 August 2016

References

- Kroodsma DE, Byers BE. The function(s) of bird song. *Am Zool*. 1991;31:318–38.
- Catchpole CK, Slater PJB. Bird songs: biological themes and variations. 2nd ed. Cambridge: Cambridge University Press; 2008.
- Bradbury JW, Vehrencamp SL. Principles of animal communication. 2nd ed. Sunderland: Sinauer; 2011.
- Briegleb V. Acoustic communication in a group of nonpasserine birds, the petrels. In: Kroodsma DE, Miller EH, editors. Ecology and evolution of acoustic communication in birds. Ithaca: Cornell University Press; 1996. p. 160–78.
- Favaro L, Ozella L, Pessani D. The vocal repertoire of the African Penguin (*Spheniscus demissus*): structure and function of calls. *PLoS ONE*. 2014;9:e103460.
- Odum KI, Menni D. A quantitative description of the vocalizations and vocal activity of the Barned Owl. *Cordoba*. 2015;1:2549–60.
- Bradbury JW. Vocal communication in wild parrots. In: DeWald FBM, Tyack PL, editors. Animal social complexity: intelligence, culture, and individualized societies. Cambridge: Harvard University Press; 2005. p. 295–316.
- Pepperberg IM. Vocal learning in Grey Parrots (*Psittacus erithacus*): effects of social interaction, reference, and context. *Auk*. 1994;111:300–13.
- Patterson DK, Pepperberg IM. A comparative study of human and parrot phonation: acoustic and articulatory correlates of vowels. *J Acoust Soc Am*. 1994;96:634–48.
- Beckers GL, Nelson RS, Suthers RA. Vocal-tract filtering by lingual articulation in a parrot. *Curr Biol*. 2004;14:1592–7.
- Hardy JW. Epigamic and reproductive behavior of the Orange-fronted Parakeet. *Condor*. 1963;65:169–99.
- Pidgeon R. Call of the Galah *Cathartes atriceps* and some comparisons with four other species of Australian Parrots. *Emu*. 1981;81:158–68.
- Saunders DA. Vocal repertoire and individual vocal recognition in the Short-billed White-tailed Black Cuckoo, *Calyptotyrchus funebris latirostris*. *Carnaby Wildlife Res*. 1983;10:527–38.
- Snyder NR, Wiley JW, Kepler CB. The parrots of Luquillo: natural history and conservation of the Puerto Rican Parrot. 1st ed. Los Angeles: Western Foundation of Vertebrate Zoology; 1987.
- Toyne EP, Panagan JM, Jeffcott MT. Vocalizations of the endangered Red-faced Parrot *Hypothymis pyrrhops* in southern Ecuador. *Ornitol Neotrop*. 1995;6:125–8.
- Wirminghaus JO, Downs CT, Symes CJ, Dempster E, Perrin MB. Vocalizations and behaviours of the Cape Parrot *Poicephalus robustus* (Psittaciformes: Psittacidae). *Durban Mus*. 2000;25:12–7.
- Taylor S, Perrin MB. Vocalizations of the Brown-headed Parrot, *Poicephalus cryptoxanthus*: their general form and behavioural context. *Ostrich*. 2005;76:61–72.
- Tovar-Manríquez AE. Redescubrimiento y notas sobre la ecología y vocalizaciones del Pericajo de Todd (*Myiophobastria canaliculata*) en el noroccidente de Colombia. *Ornitología Colombiana*. 2010;9:48–55.
- de Moura LN, Da Silva M, Vellard J. Vocal repertoire of wild breeding Orange-winged Parrots *Amazona amazonica* in Amazonia. *Bioacoustics*. 2011;20:31–9.
- Fernández-Juricic E, Álvarez EV, Manella MB. Vocalizations of Blue-crowned Conures (*Aratinga acuticaudata*) in the Chancani reserve, Córdoba, Argentina. *Ornitol Neotrop*. 1998;9:31–40.
- de Araújo CB, Macedon-Machado LG, Vellard JME. Vocal repertoire of the Yellow-faced Parrot (*Alipioptila xanthops*). *Wilson J Ornithol*. 2011;123:605–8.
- Fernández-Juricic E, Manella MB. Greeting calls of Blue-fronted Amazon: structure, context and their possible role in their range communication. *Wilson Bull*. 2000;112:35–43.
- Van Horik J, Bell B, Burns KC. Vocal ethology of the North Island Kaka (*Nestor meridionalis septentrionalis*). *New Zeal J Zool*. 2007;34:337–45.
- Fernández-Juricic E, Manella MB, Álvarez EV. Vocalizations of the Blue-fronted Amazon (*Amazona aestiva*) in the Chancani Reserve, Córdoba, Argentina. *Wilson Bull*. 1998;110:357–61.
- Zdenek CN, Heinsolin R, Langmore NE. Vocal complexity in the Palm Cuckoo (*Phalacrocorax aterimus*). *Bioacoustics*. 2015;24:253–67.
- Miy DL. Vocal repertoire of Grey Parrots (*Psittacus erithacus*) living in the Congo Basin Ph.D. Thesis. Tucson, Arizona: The University of Arizona; 2004. <http://arizona.openrepository.com/arizona/handle/10130/280626>. Accessed 22 Aug 2016.
- Manella MB, Bacher EH. Vocalizations of the Monk Parakeet. *Bird Behav*. 1990;8:101–10.
- Chan K, Mudge D. Variation in vocalizations of the Ground Parrot at its northern range. *Aust J Zool*. 2004;52:147–58.
- Schwing R, Parsons S, Nelson XJ. Vocal repertoire of the New Zealand Kea parrot *Nestor notabilis*. *Curr Zool*. 2012;58:727–40.
- Renton K, Salinas-Melgoza A. Nesting behavior of the Lilac-crowned Parrot. *Wilson Bull*. 1999;111:488–93.
- Bullock SH. Climate of Chamela, Jalisco, and trends in the south coastal region of Mexico. *Arch Meteor Geophys B*. 1966;36:297–316.
- Bullock SH, Solís-Magallanes JA. Phenology of canopy trees of a tropical deciduous forest in Mexico. *Biotropica*. 1990;22:22–35.
- Lott EJ, Bullock SH, Solís-Magallanes JA. Floristic diversity and structure of upland and arroyo forests of coastal Jalisco. *Biotropica*. 1987;19:228–35.
- Rzedowski J. Vegetación de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad; 2006. http://www.biodiversidad.gob.mx/publicaciones/vlibros/Dig/pdf/VegetacionMe_Comp.pdf. Accessed 10 Mar 2016.
- Salinas-Melgoza A, Renton K. Seasonal variation in activity patterns of juvenile Lilac-crowned Parrots in tropical dry forest. *Wilson Bull*. 2005;117:291–5.
- Tchernichovski O, Nottebohm F, Ho CE, Peurari B, Mitra PP. A procedure for an automated measurement of song similarity. *Anim Behav*. 2000;59:1167–76.
- Tchernichovski O. Sound Analysis Pro User manual. 2012. <http://soundanalysispro.com/manual-1/manual.pdf>. Accessed 10 Mar 2016.
- Salinas-Melgoza A. Dinámica espacio-temporal de individuos juveniles del loro corona lila (*Amazona flavirostris*) en el bosque seco de la costa de Jalisco. M.Sc. Thesis. Universidad Nacional Autónoma de México; 2003. <http://132.2489.195/ppr2002/0318559/index.html>. Accessed 10 Mar 2016.
- Quinn GP, Keough MJ. Experimental design and data analysis for biologists. Cambridge: Cambridge University Press; 2002.
- Fournier D, Steag H, Archetti J, Iarulli J, Magnuson A, Maurde MN, Nielsen A, Sibert J. AD Model Builder: using automatic differentiation for statistical inference of highly parameterized complex nonlinear models. *Optim Methods Softw*. 2012;27:233–49.
- Bates D, Maechler M, Bolker B, Walker S. lmer: Linear mixed-effects models using Eigen and SA. R package version 1.1-7. 2014. Available <http://CRAN.R-project.org/package=lmer>. Accessed 1 Jun 2016.
- R Development Core Team. R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing; 2013. <http://www.R-project.org>. Accessed 10 Mar 2016.
- Mundry R, Sommer C. Discriminant function analysis with nonindependent data: consequences and an alternative. *Anim Behav*. 2007;54:965–75.
- Verbeke WN, Ripley BD. Modern Applied Statistics with S. 4th ed. New York: Springer; 2002.
- Renton K. Agonistic interactions of nesting and nonbreeding macaws. *Condor*. 2004;106:354–62.
- Molton ES. Ecological sources of selection on avian sounds. *Am Nat*. 1975;108:17–54.

47. Hansen P. Vocal learning: its role in adapting sound structures to long-distance propagation, and a hypothesis for its evolution. *Anim Behav.* 1979;27:1270–1.
48. Brown TJ, Handford P. Acoustic signal amplitude patterns: a computer simulation investigation of the acoustic adaptation hypothesis. *Condor.* 1996;98:608–23.
49. Forrest TG. From sender to receiver: propagation and environmental effects on acoustic signals. *Am Zool.* 1994;34:644–54.
50. Freeberg TM, Dunbar RM, Oud TJ. Social complexity as a proximate and ultimate factor in communicative complexity. *Phil Trans R Soc B.* 2012;367:1785–801.
51. Krams I, Krams T, Freeberg TM, Kullberg C, Lucas JL. Linking social complexity and vocal complexity: a parid perspective. *Phil Trans R Soc B.* 2012;367:1879–91.
52. Freeberg TM, Krams I. Does social complexity link vocal complexity and cooperation? *J Ornithol.* 2015. doi:10.1007/s10336-015-1233-2.
53. Renton K, Salinas-Melgoza A. *Amazona fischeri* (Slater 1894) (Loro corona roja). In: Noguera FA, Vega JH, García AN, Quesada M, editors. *Historia natural de Chamela*. Mexico City: Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México; 2002. p. 343–4.
54. Bierkeron JLG. Inter-animal control of space. In: Esser A, editor. *Behaviour and environment: the use of space by animals and man*. New York: Plenum Press; 1971. p. 69–91.
55. Bradbury JW, Balsby TS. The functions of vocal learning in parrots. *Behav Ecol Sociobiol.* 2016. doi:10.1007/s00265-016-2068-6.
56. Renton K, Salinas-Melgoza A, De Labra-Hernández MA, de la Parra-Martínez SM. Resource requirements of parrots: nest site selectivity and dietary plasticity of *Psittaciformes*. *J Ornithol.* 2015;106:673–90. doi:10.1007/s10336-015-1255-9.
57. Renton K. Lilac-crowned Parrot diet and food resource availability: resource tracking by a parrot seed predator. *Condor.* 2001;103:62–9.
58. Wright TF. Regional dialects in the contact call of a parrot. *P Roy Soc B: Biol Sci.* 1996;263:67–72.
59. Kleiman PM, Giladi JD. Geographic variation of St. Lucia Parrot flight vocalizations. *Condor.* 2005;107:62–8.
60. Salinas-Melgoza A, Wright TF. Evidence for vocal learning and limited dispersal as dual mechanisms for dialect maintenance in a parrot. *PLoS ONE.* 2012;7:e48667.
61. Read AF, Weary DM. The evolution of bird song: comparative analyses. *Philos T Roy Soc B.* 1992;338:165–87.
62. Cortopassi KA, Bradbury JW. Contact call diversity in wild Orange-fronted Parakeet pairs, *Aratinga canicularis*. *Anim Behav.* 2006;71:1141–54.
63. Bradbury JW, Cortopassi KA, Clemmons JT. Geographic variation in the contact calls of Orange-fronted Parrots. *Auk.* 2001;118:958–72.
64. Brightsmith DJ. Use of arboreal territories by nesting birds in the Peruvian Amazon. *Condor.* 2000;102:529–38.
65. Sanchez Martínez JC, Renton K. Availability and selection of arboreal territories as nest-sites by Orange-fronted Parakeets *Aratinga canicularis* in conserved and modified landscapes in Mexico. *Ibis.* 2008;151:311–20.
66. Soolbramoney S, Perin M. A comparison of the alarm calls of five species of African lovebirds: genus *Agapornis*. *T Roy Soc S Afr.* 2014;69:9–18.
67. Wheatcroft D. Repeition rate of calls used in multiple contexts communicates presence of predators to nestlings and adult birds. *Anim Behav.* 2015;103:35–44.
68. Krebs J, Ashroff B, Webber M. Song repertoires and territory defence in the Great Tit. *Nature.* 1978;271:39–42.
69. Searcy WA, Anderson RC, Nowicki S. Bird song as a signal of aggressive intent. *Behav Ecol Sociobiol.* 2006;60:234–41.
70. Balentine B, Searcy WA, Nowicki S. Reliable aggressive signaling in swamp sparrows. *Anim Behav.* 2008;75:693–703.
71. Hof D, Haffter N. Low amplitude song predicts attack in a North American wood warbler. *Anim Behav.* 2010;80:821–8.
72. Bulero CA, Rivera JM, Velasco-Salazar SL. Relative stress and recognition ability in the response of tropical mockingbirds to song playback. *Anim Behav.* 2007;73:661–9.
73. Suzuki TN. Communication about predator type by a bird using discrete, graded and combinatorial variation in alarm calls. *Anim Behav.* 2014;87:53–65.
74. Suzuki TN, Wheatcroft D, Griesser M. Experimental evidence for compositional syntax in bird calls. *Nat Commun.* 2016. doi:10.1038/ncomms10986.
75. Hallman JP, Ficken MS, Ficken RW. Constraints on the structure of combinatorial "Chick-a-dee" calls. *Ethology.* 1987;75:62–80.
76. Dahlin CJ, Wright TF. Duets in Yellow-naped Amazons: variation in syntax, note composition and phonology at different levels of social organization. *Ethology.* 2009;115:657–71.
77. Hallman JP, Griswold CL. Syntax of Black-capped Chickadee (*Parus atricapillus*) gargles sorts many types into few groups: implications for geographic variation, dialect drift, and vocal learning. *Bird Behav.* 1996;11:39–57.
78. Clay Z, Archbold J, Zubeidatier K. Functional flexibility in wild Bonobo vocal behavior. *PeerJ.* 2015. doi:10.7717/peerj.1124.

Submit your next manuscript to BioMed Central and we will help you at every step:

- We accept pre-submission inquiries
- Our selector tool helps you to find the most relevant journal
- We provide round the clock customer support
- Convenient online submission
- Thorough peer review
- Inclusion in PubMed and all major indexing services
- Maximum visibility for your research

Submit your manuscript at
www.biomedcentral.com/submit



CAPITULO 2: VARIACIÓN DE LA COMPOSICIÓN DE NOTAS Y LA SINTAXIS EN EL LLAMADO DE ANIDACIÓN DEL MACHO DEL LORO CORONA LILA

ADOLFO CHRISTIAN MONTES-MEDINA¹

MARÍA FLORENCIA NORIEGA²

KATHERINE RENTON³

¹Posgrado en Ciencias Biológicas, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México

² Networks Dynamics Group, Max Planck Institute for Dynamics and Self-Organization
Am Faßberg 17, 37077, Goettingen, Alemania.

³Estación de Biología Chamela, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Apdo. Postal 21, San Patricio, Jalisco 48980, México

RESUMEN

La sintaxis y la composición de notas son atributos acústicos importantes para la correcta transmisión de las señales acústicas, pero pocos estudios han evaluado cómo varían éstos atributos en aves no oscinas, como los psitácidos. Por lo tanto, evaluamos la composición de notas y la sintaxis del llamado de anidación para 18 machos del loro corona lila (*Amazona finschi*) en tres áreas de anidación de la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala en la costa de Jalisco. Primero se contabilizaron los tipos de notas, su duración y el orden de emisión para todos los machos. Posteriormente, para cada macho se determinó la aportación proporcional de cada tipo de nota, evaluando la correlación entre individuos y entre áreas de anidación en la composición de notas. Para evaluar la sintaxis, determinamos la probabilidad secuencial a intervalos de +1 y +2, analizando por χ^2 la asociación de la nota criterio (la nota emitida) con la nota objetivo (la nota que le continúa). Además, aplicamos correlaciones de Pearson para comprobar similitudes en la transición condicional al intervalo +1 y +2 entre individuos y entre sitios. Por último, realizamos pruebas de Mantel para comprobar si la matriz de coeficientes de correlación de la transición condicional de notas en cada comparación pareada entre machos de la sintaxis al intervalo +1 estuvo correlacionada con la distancia entre sus nidos. Encontramos notas emitidas exclusivamente para ciertas áreas de anidación y una correlación negativa entre el repertorio vocal (tipo de notas emitidas) del macho y la distancia al nido vecino más cercano. Además, reportamos que el llamado de anidación del macho presenta reglas sintácticas, con una asociación significativa entre notas criterio y objetivo para el intervalo +1 y +2. Nuestros resultados demuestran que los machos del loro corona lila no emiten notas al azar en el llamado de anidación, pero sugiere una sintaxis combinatoria, que podría variar entre individuos y áreas de anidación.

ABSTRACT

The acoustic attributes of syntax and note composition may be important for correct transmission of acoustic signals, but few studies have evaluated how these attributes may vary in non-oscine birds, such as parrots. We analyzed note composition and syntax in the nesting call of 18 male Lilac-crowned Parrots (*Amazona finschi*) in three nesting areas of Chamela, Cuixmala and Careyes within the Chamela-Cuixmala Biosphere Reserve on the coast of Jalisco. Firstly, we quantified note types, their duration, and order of emission for all males. We then determined the proportional contribution of each note-type for each male nesting call, and evaluated the correlation in note composition between individuals and nesting areas. To evaluate syntax, we applied lag sequential analysis of probabilities at intervals of +1 and +2, and used chi-square to evaluate the association of criterion notes (focal note) with objective notes (following note). We used Pearsons correlation to assess similitude in conditional transition of notes at intervals of +1 and +2 between individuals and nesting areas. Finally, we perform Mantel tests to determine whether the matrix of correlation coefficients for note transition of each paired comparison between males was correlated with the distance between their nests. We found note-types exclusive to certain nesting areas, and a negative correlation between male vocal repertoire (number of note-types emitted) and distance to the nearest-neighbor nest. We report that male nesting calls present syntactic rules, with a significant association between criterion notes and objective notes at intervals of +1 and +2. Our results demonstrate that male Lilac-crowned Parrots do not emit notes at random, but suggest the existence of combinatorial syntax in male nesting calls that may vary among individuals and nesting areas.

INTRODUCCIÓN

Las aves emplean señales acústicas en sus interacciones sociales y conductuales, donde estas señales se componen de repertorios vocales, los cuales generalmente están regidos por reglas sintácticas (Hailman y Ficken 1986). El papel que juegan la composición de notas y la sintaxis se ha investigado principalmente analizando los cantos de aves canoras (Kroodsma et al. 1999, Doutrelant 1999), con pocos estudios de los atributos acústicos en llamados de aves suboscinas (Leger 2005). En cuanto a la composición de notas, existen pocos estudios que investigan la variación de este atributo para la comunicación vocal, encontrando principalmente estudios en atracción de pareja (Searcy y Andersson 1986) o que la variación puede indicar diferencias geográficas entre poblaciones (Kroodsma et al. 1999).

A diferencia de la composición, la sintaxis es uno de los atributos acústicos que mayor atención ha generado, encontrando que la modificación de la sintaxis en experimentos de playback modifica la respuesta de los individuos (Holland et al. 2000, Nowicki et al. 2001, Dahlin y Wright 2012), que algunas aves pueden presentar una sintaxis de tipo combinatoria (Hailman 1986), que la sintaxis puede modificarse para transmitirse mejor en el ambiente (Doutrelant et al. 1999) o para producir diferentes mensajes (Suzuki 2014, Suzuki et al. 2016). Sin embargo, Marler (1997) propone que podría existir una muestra auditiva innata que facilitara el aprendizaje de cantos o vocalizaciones específicas de cada especie, lo cual provocaría atributos estables en sintaxis y composición de notas, con variación potencial en fonología entre individuos y poblaciones.

La sintaxis combinatoria ha sido definida como un proceso jerárquico (Todt y Hultsch 1998), entramado (Gil y Slater 2000) y con una ruta organizada (Ficken et al. 2000). Esto puede ser principalmente de dos tipos: una secuencia rígida del orden de notas; o de modo

flexible donde hay variación en el número de repeticiones de notas o combinando notas de distinta manera (Leger 2005). Se ha determinado sintaxis en señales acústicas para diferentes especies de aves canoras (Beer 1976, Hailman 1985, Hailman et al., 1987; Ficken et al., 1994, Freeberg y Lucas 2002, Rendall y Kaluthota 2013), y en esas mismas ocasiones para aves suboscinas (Leger 2005), no oscinas como los colibríes (Rusch et al., 1996) y una especie de psitácido (Wright y Dahlin 2007).

En el caso de los psitácidos, existe un gran número de estudios que analizan el repertorio vocal en diferentes contextos conductuales (Saunders et al. 1983, Fernández-Juricic et al. 1998, de Araujo 2011, Montes-Medina et al. 2016); sin embargo, pocos estudios analizan variación individual en el repertorio vocal y las reglas sintácticas que lo gobiernan. Entre estos, Wright y Dahlin (2007) reportan que en el llamado de dueto del loro nuca amarilla (*Amazona auropalliata*), la composición de notas y la sintaxis presentan características específicas para machos y para hembras. Asimismo, determinaron que la sintaxis y la fonología son características acústicas más conservadas que la composición de notas a distintos niveles de organización social desde individuo hasta población (Dahlin y Wright 2009). Por lo tanto, faltan estudios que analicen la importancia de estos atributos en el llamado de anidación del macho, que se caracteriza por ser un llamado de vital importancia para la correcta coordinación de la pareja durante la anidación (Renton y Salinas-Melgoza 1999).

El loro coronado presenta un repertorio vocal muy amplio (hasta 101 notas), con flexibilidad en el uso de notas y un empleo diferencial dependiendo del contexto conductual (Montes-Medina et al. 2016). Para el llamado de anidación, se reporta que existe variación en el repertorio de machos y hembras, donde el macho presenta un repertorio mayor que la hembra y una cantidad importante de notas exclusivas del llamado (Montes-Medina et al.

2016). Además, también se registró variación fonológica entre machos en las notas más comunes del llamado de anidación, probablemente como estrategia para diferenciarse entre otros machos durante el periodo reproductivo (Montes-Medina 2012). Sin embargo, se desconoce si: 1) El repertorio vocal del llamado de anidación presenta diferencias entre áreas de anidación o entre individuos; 2) Si la sintaxis del llamado de anidación es rígida o combinatoria y si esto presenta variación entre áreas y entre individuos, y por último 3) si la composición y la sintaxis son modificados para permitir un reconocimiento de los machos más eficiente por parte de la hembra. Por lo tanto, en el presente estudio se analizó la composición de notas y la sintaxis del llamado de anidación de machos del loro corona lila individualmente y en tres diferentes áreas de anidación en la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala.

HIPÓTESIS

El llamado de anidación del macho presenta una estructura en sintaxis y composición de notas con diferencias entre individuos y entre áreas de anidación.

OBJETIVO

Evaluar la composición de notas y la sintaxis en el llamado de anidación del macho de manera individual y entre diferentes áreas de anidación.

MÉTODO

Obtención de grabaciones

Se grabaron los llamados de anidación de 18 machos del loro corona lila en tres áreas de anidación: Chamela (n=4 machos), Cuixmala (n=10 machos) y Careyes (n=4 machos) dentro

de la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala (19°22'N 104°56'W a 19°35'N 105°03'W) en la costa de Jalisco. En promedio, la distancia entre nidos para cada área de anidación fue Chamela = 1592.3 ± 969.6 m, Cuixmala = 1753.7 ± 1056.0 m, y Careyes = 1122.5 ± 448.3 m. Por otro lado, la distancia entre áreas de anidación fue de 5402 m entre Chamela y Careyes, 2240 m entre Careyes y Cuixmala, y 7755 m entre Chamela y Cuixmala. Estas áreas comparten un tipo de vegetación característica del bosque tropical seco (Lott et al. 1987), donde hay una marcada estacionalidad en fenología de las plantas (Bullock y Solis-Magallanes 1990), con una temporada de lluvias entre los meses de Julio-Octubre y una sequía hasta de 8 meses (Bullock 1986).

Realizamos grabaciones de los llamados de anidación del loro corona lila en los meses del final de enero hasta finales de marzo 2011, durante la etapa de incubación de huevos por las hembras (Renton y Salinas-Melgoza 1999). Debido a que el loro corona lila presenta una alta sincronía en el inicio de la anidación (Renton y Salinas-Melgoza 1999), a que la mayoría de las especies de psitácidos son socialmente monógamas (Forshaw 1989, Spoon 2006) y a que sólo empleamos las vocalizaciones del macho cuando existió respuesta de la hembra, asumimos que los llamados de anidación en cada nido pertenecían a un solo macho.

Las grabaciones se realizaron en las mañanas (0700-0930) o en las tardes (1700-1900) cuando los machos visitaban el nido. Se utilizó una grabadora portátil Marantz PMD 670 de estado sólido y un micrófono direccional largo Sennheiser ME66 03285 con soporte de pistola anti-vibración. Para obtener una correcta resolución, las grabaciones fueron guardadas en formato 16bit.wav, en tarjetas de memoria Compact Flash, con una tasa de muestreo de 44.1 kHz.

Análisis de grabaciones

Se obtuvo un aproximado de 163 min grabados para los 18 machos en las tres áreas de anidación, con un promedio de 9.1 ± 7.2 min (rango: 1.2 – 26.4 min) por macho. Para el análisis, sólo se emplearon la etapa inicial (en vuelo aproximándose al nido) y la etapa principal (cuando el macho vocaliza perchado cerca del nido) de los llamados de anidación (Montes-Medina et al. 2016). Además, sólo empleamos las grabaciones sin perturbaciones, eliminando las grabaciones donde el llamado del macho se encontraba influenciado por otros conoespecíficos, un depredador o por perturbación humana.

Cada grabación fue analizada por medio de espectrogramas en el programa Audacity 2.1.2 (<http://audacity.sourceforge.net/>), registrando el tipo, posición y el inicio y término de cada nota en etiquetas, las cuales fueron exportadas en un archivo '.txt' que fue empleado para los análisis estadísticos. Utilizamos como unidad básica a las notas, definidas como un sonido continuo delimitado por silencio (Tchernichovski et al. 2000). Mediante la clasificación visual de espectrogramas en el programa Raven Pro 1.5 (Cornell Laboratory of Ornithology, Nueva York), se registró un total de 43 tipos de notas para los 18 machos. Esto es mayor que el total de 25 tipos de nota anteriormente reportados para el llamado de anidación de los machos del loro corona lila (Montes-Medina et al. 2016) debido a que en el presente estudio obtuvimos una mayor cantidad de grabaciones durante la etapa inicial de llegada del macho al nido, pudiendo distinguir una mayor variedad de notas largas introductoria y algunas notas nuevas de la etapa principal. Reportamos aproximadamente 23 tipos de notas en la etapa inicial, mientras que registramos aproximadamente 27 tipos de notas en la etapa principal del llamado de anidación para los 18 machos.

Análisis de composición de notas

Al cuantificar el número total de notas por área de anidación observamos variaciones debido a diferencias en el tamaño de muestra en cada área, por lo que se optó por realizar una prueba de proporciones iguales o dadas (Test of Equal or Given Proportions) con la función *prop.test* en el programa R versión 3.2.3 (R Development Core Team). Esto permite probar la hipótesis de que las proporciones entre grupos son las mismas, o que son iguales dadas ciertos valores (Wilson 1927, Newcombe 1998a, 1998b), por lo que se comparan proporciones de las notas en relación al total por área. Sin embargo, debido a que la función *prop.test* se basa en emplear una ji cuadrada para realizar el análisis y esta prueba es susceptible a los ceros, se excluyeron los tipos de notas C2, G y K las cuales fueron emitidas exclusivamente por machos del área de Cuixmala. Además, para las comparaciones pareadas con el área de Careyes, se eliminaron las notas F y J que tuvieron valor de cero al no estar emitidas por los machos en Careyes. Posteriormente, se realizó una prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis para comprobar si existían diferencias en la duración de notas entre las tres áreas de anidación. Finalmente se realizó una prueba posthoc de Dunn con ajuste de Bonferroni de la lfa al $P = 0.017$ para determinar cuáles áreas de anidación presentaron diferencias significativas con otras áreas. Las pruebas no paramétricas se realizaron en el programa R versión 3.2.3 (R Development Core Team) con los paquetes “*FSA*” y “*dunn.test*”.

Para evaluar si el repertorio vocal (número de diferentes tipos de notas empleadas) de un macho estaba correlacionada con la distancia al nido vecino más cercano se realizó un análisis de correlación de Pearson, empleando la función *rcorr* de la librería “Hmisc” (Alzola y Harrell 2006). Debido a que el tiempo de grabación varió entre machos, se decidió eliminar

del análisis los machos que tuvieran ≤ 2 min de tiempo total de grabación, quedando con 16 machos.

Análisis de sintaxis

Para el análisis de sintaxis se empleó el análisis de intervalos secuencial (Lags sequential analysis) propuesto por Bakeman y Gottman (1986) para describir los patrones de transición de notas en el llamado de anidación empleando el programa GSEQ 5.1.23 (Bakeman y Quera 1995, 2016). Este análisis examina la secuencia de notas determinando si la asociación entre notas se da de forma azarosa por medio de probar si la transición ocurre a tasas significativamente diferentes que las esperadas dada la frecuencia observada de eventos (Bakeman y Gottman 1986, Waas 1991).

Para reducir el número de categorías con frecuencias bajas en el análisis de ji cuadrada, comprimimos 28 de los 43 tipos de notas en dos categorías: 1) notas de baja tasa de emisión donde incluimos 11 tipos de notas que fueron emitidas menos de 15 veces; y 2) notas largas donde incluimos 17 notas introductorias de larga duración (Promedio: 0.44 ± 0.045 s ; comparado con el resto de las notas: 0.205 ± 0.061 s), que fueron emitidas principalmente durante la etapa inicial del llamado de anidación.. Esto dejó un total de 17 categorías de tipos de nota, a lo cual incluimos además una 18ava categoría de los periodos de silencio >4.8 s entre notas. Este valor de tiempo de silencio es mayor al promedio general de 3.15 ± 6.34 s de intervalo entre notas, por lo que se consideró como una pausa significativa en el llamado.

El análisis de intervalos secuencial se realizó examinando la frecuencia de notas al intervalo +1 (la nota que inmediatamente sigue a la nota criterio) y al intervalo +2 (la segunda nota que le sigue a la nota criterio). Se empleó la función de estadísticos de tabla en el

programa GSEQ 5.1.23, considerando todas las notas como criterios u objetivos (targets) y obteniendo una tabla de valores de 18x18 notas. El análisis se realizó para cada área de anidación y para cada macho, comprobando primero si existía relación entre notas al intervalo +1 aplicando un análisis de ji cuadrada para conocer si existía relación entre columnas y filas. Posteriormente, si la relación fue significativa se obtuvieron los valores de probabilidad condicional y los valores de P para la transición a cada tiempo. Para el intervalo +2, se realizó el mismo procedimiento solamente si el intervalo +1 presentó relación entre las notas. Para reducir el riesgo de errores de Tipo I, se aplicó un ajuste de Bonferroni a toda la tabla en cada intervalo (Bakeman y Gottman 1986).

Para los intervalos de nota +1 y +2 que tuvieron una asociación en la frecuencia secuencial significativa, se realizaron correlaciones de Pearson utilizando la función *cor.test* para evaluar si la probabilidad condicional entre cada una de las notas estuvo relacionada entre individuos o entre sitios. El coeficiente de correlación nos permite conocer qué tanto se asemeja la transición condicional de las notas a los intervalos +1 y +2 de las tres áreas o de los 18 individuos en la sintaxis. Posteriormente, se realizó una prueba de Mantel (1987) con la función *Mantel.rtest* de la librería 'ade4' (Dray y Dufour, 2007) para comprobar si la matriz de los coeficientes de correlación de la transición condicional de notas de los machos estuvo correlacionada con la matriz de distancia geográfica entre los nidios de cada macho. Las pruebas estadísticas se realizaron en el programa R versión 3.2.3 (R Development Core Team)

Para representar gráficamente la sintaxis, se realizaron redes de transición sintáctica con las probabilidades condicionales para todos los machos y diagramas de flujo para cada área y para cada individuo. Para esto, se tomaron las transiciones de las notas a intervalos entre notas de mínimo 1 segundo, debido a que la evaluación a intervalos <1s produjeron redes

muy sencillas y $\alpha > 1$ s produjeron redes de masiado complejas. Las redes muy sencillas no reflejan las interacciones entre notas, dejando a la mayoría de las notas sin ninguna asociación, mientras las redes muy complejas crean redes donde la mayoría de las notas tienen asociación con las otras notas.

RESULTADOS

Composición de notas

Los tipos de nota emitidas con mayor frecuencia en la base de datos conjunto, fueron la nota C (32.37%), la nota B (23.84%) y la nota A (6.66%), siendo estas notas además las emitidas por el mayor número de individuos (Tabla 1), lo cual concuerda con lo reportado anteriormente por Montes-Medina et al. (2016). Del total de notas emitidas, las notas C2, G y K fueron exclusivas del área de Cuixmala, aunque no exclusivas para algún macho en específico (Tabla 1). En cuanto al empleo de notas por macho, encontramos que los machos emplean en promedio 10.2 ± 2.8 tipos de notas (rango: 5 - 14 tipos de notas, $n = 18$ machos). La prueba de correlación de Pearson demostró una correlación significativa negativa del número de tipos de notas empleadas por cada macho y la distancia al vecino más cercano ($r = -0.58$, $P = 0.019$), lo que indica que los machos anidando cerca de un vecino conoespecífico presentan mayor riqueza del repertorio vocal.

Se encontraron diferencias significativas en la proporción de cada tipo de nota emitida entre las áreas de anidación (Chamela vs Cuixmala: $\chi^2_{13} = 181.7$, $P < 0.001$; Cuixmala vs Careyes: $\chi^2_{11} = 62.3$, $P < 0.001$; Chamela vs Careyes: $\chi^2_{11} = 57.1$, $P < 0.001$). Las tres áreas de anidación coinciden en que las notas C y B son las notas más emitidas proporcionalmente, sin embargo, para Chamela le siguen las notas J4, A y D; para Careyes las notas G2, F5 y A y

finalmente para Cuixmala las notas H5, A y J4. Las notas menos empleadas proporcionalmente fueron para Chamela las notas largas, H5 y J; para Careyes las notas N y P, además de otras notas de baja ocurrencia, y finalmente Cuixmala fueron las notas C2, K y N y P.

Adicionalmente, hubo diferencias significativas en la duración de notas entre las tres áreas de anidación ($H_2 = 52.6$, $P < 0.001$), donde el área de Chamela presentó un mayor tiempo de duración de las notas (4.66 ± 8.53 s), comparado con el área de Cuixmala (2.93 ± 5.98 s; $q = 6.9$, $P < 0.001$) y de Careyes (2.7 ± 4.73 s; $q = -5.5$, $P < 0.001$). Por otro lado, no existieron diferencias en duración de las notas entre Cuixmala y Careyes ($U = -1.6$, $P = 0.32$).

Tabla 1. Valores de emisión para las 17 categorías de notas emitidas por 18 machos del loro corona lila durante su llamado de anidación en la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala

Categoría de nota	Número de notas emitidas	Porcentaje emisión (%)	Individuos que la emiten	Área donde se emite
Nota C	919	32.37	17	Todas
Nota B	677	23.84	18	Todas
Nota A	189	6.66	18	Todas
Nota J4	179	6.31	13	Todas
Nota H5	133	4.68	4	Todas
Nota D	126	4.44	14	Todas
Nota F	118	4.16	8	Chamela, Cuixmala

Nota E	105	3.70	12	Todas
Nota F5	88	3.09	10	Todas
Nota G2	68	2.39	14	Todas
Nota J	43	1.51	6	Chamela, Cuixmala
Nota G	27	0.95	3	Cuixmala
Nota C2	25	0.88	5	Cuixmala
Nota K	22	0.77	4	Cuixmala
Notas N+P	18	0.63	9	Todas
11 notas emitidas ≤ 15 veces	56	1.97	10	Todas
17 notas de larga duración	46	1.62	13	Todas

Sintaxis

El análisis secuencial de la sintaxis de notas empleadas en el llamado de anidación de los machos del loro coronado demostró una relación significativa de las notas criterio (nota inicial) con las notas objetivo (notas que le siguen) para los intervalos +1 y +2 (Intervalo +1: $\chi^2_{289} = 6778$, $P < 0.01$, Intervalo +2: $\chi^2_{289} = 6060$, $P < 0.01$). Registramos principalmente que las notas más comunes (A, B y C) presentaron alta probabilidad transicional entre sí, sin embargo, también presentaron la mayor cantidad de asociaciones con otras notas, por lo cual los otros 14 tipos de notas presentaron pocas interacciones (Figura 1). En general, las

combinaciones de notas con mayor probabilidad secuencial fueron CC, EE, C2C, BC, C2C2, y BB (Figura 1).

De igual forma, para los tres sitios de anidación se encontró una asociación significativa entre las notas criterio (nota inicial) y las notas objetivo (nota que sigue) para el intervalo +1 (Chamela: $\chi^2_{289} = 798$, $P < 0.01$, Cuixmala: $\chi^2_{289} = 5899$, $P < 0.01$ y Careyes: $\chi^2_{289} = 380$, $P < 0.01$), así como para la segunda nota que le sigue al intervalo +2 (Chamela: $\chi^2_{255} = 535$, $P < 0.001$; Cuixmala: $\chi^2_{289} = 5653$, $P < 0.01$; Careyes: $\chi^2_{144} = 221$, $P < 0.001$). Al intervalo +1, encontramos que el área de Cuixmala (Figura 2A) tuvo una gran similitud con las reglas sintácticas generales para todas las áreas (Figura 1). Por otro lado, las áreas de Chamela y Careyes presentaron reglas sintácticas aparentemente más sencillas, existiendo pocas interacciones entre notas al intervalo +1 (Figura 2B y 2C). En Chamela las combinaciones más probables entre notas fueron CC, BC y EE (Figura 2B), mientras en Careyes las combinaciones más probables fueron EE, CC, BC, G2C y AC (Figura 2C).

Figura 1. Red general de relaciones sintácticas entre las 17 categorías de notas y el silencio para 18 machos del loro corona lila en tres áreas de anidación dentro de la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala. Las flechas indican la interacción al intervalo +1 con su valor de probabilidad. Las flechas sin nota destino indican que a esa nota le sigue un silencio de más de 1 segundo.

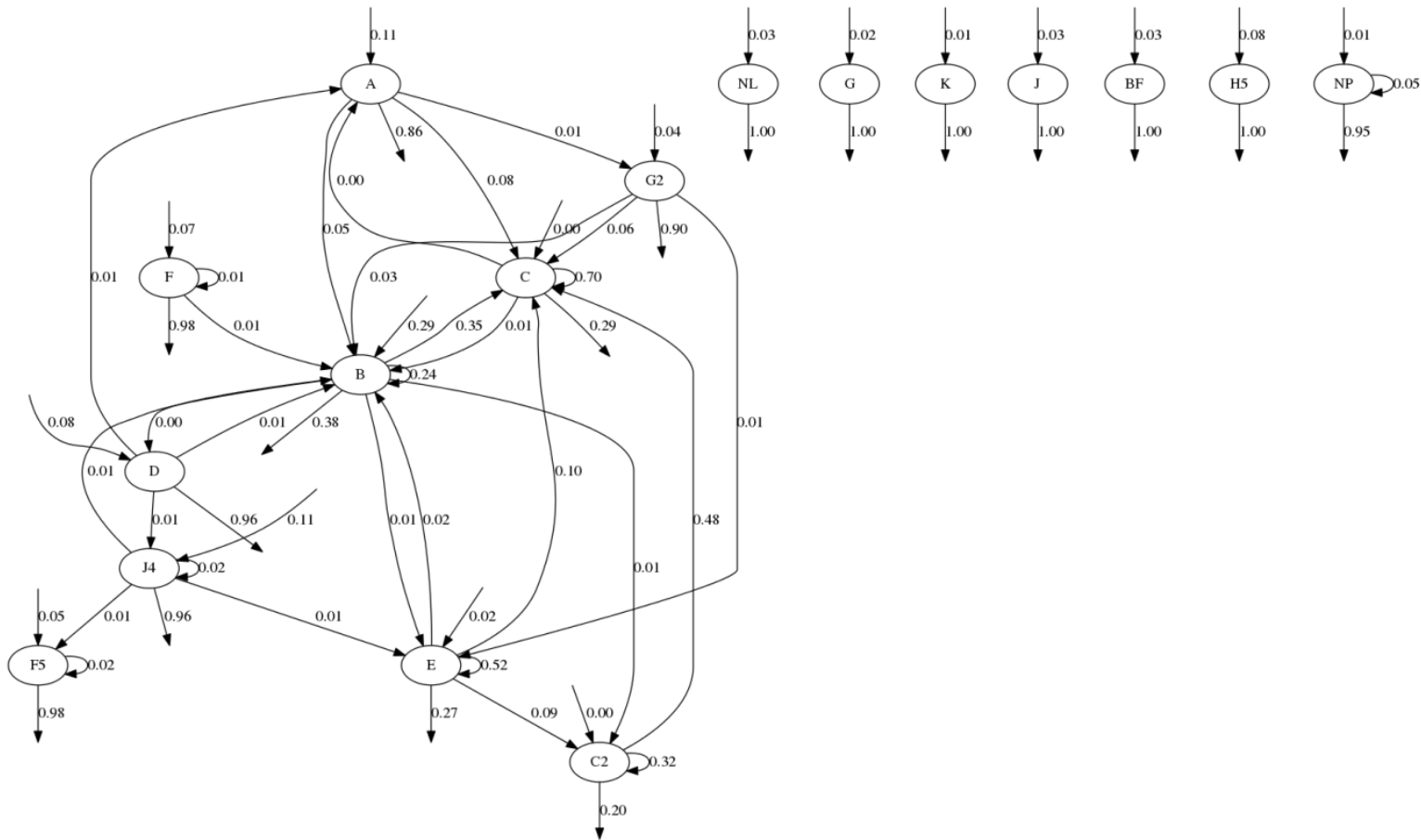
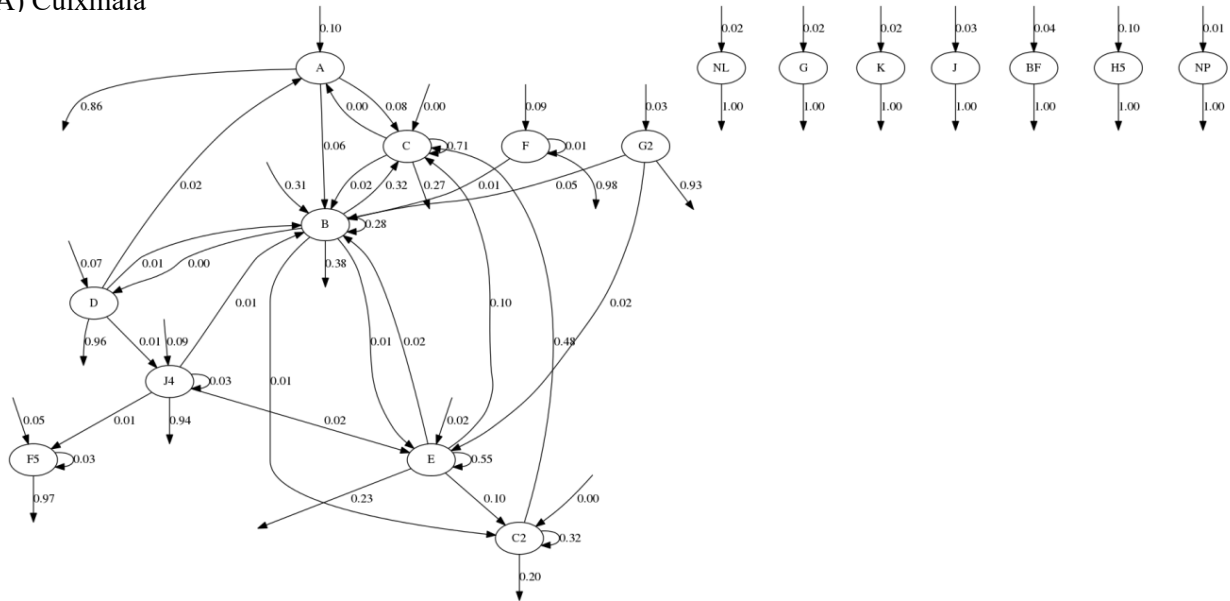
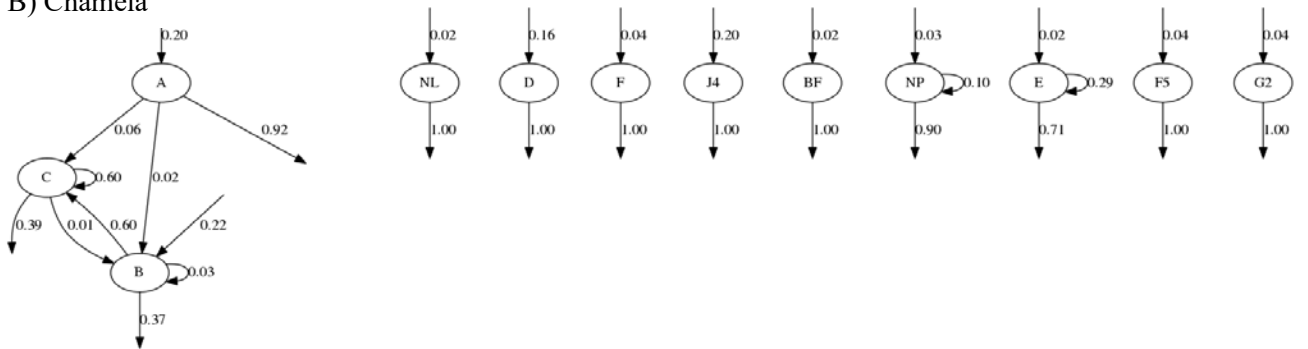


Figura 2. Redes sintácticas entre 17 categorías de tipos de nota emitidos por 18 machos del loro corona lila por área de anidación de A) Cuixmala, B) Chamela, y C) Careyes. Las flechas indican la interacción al intervalo +1 con su probabilidad. Las flechas al vacío indican >1 s de silencio.

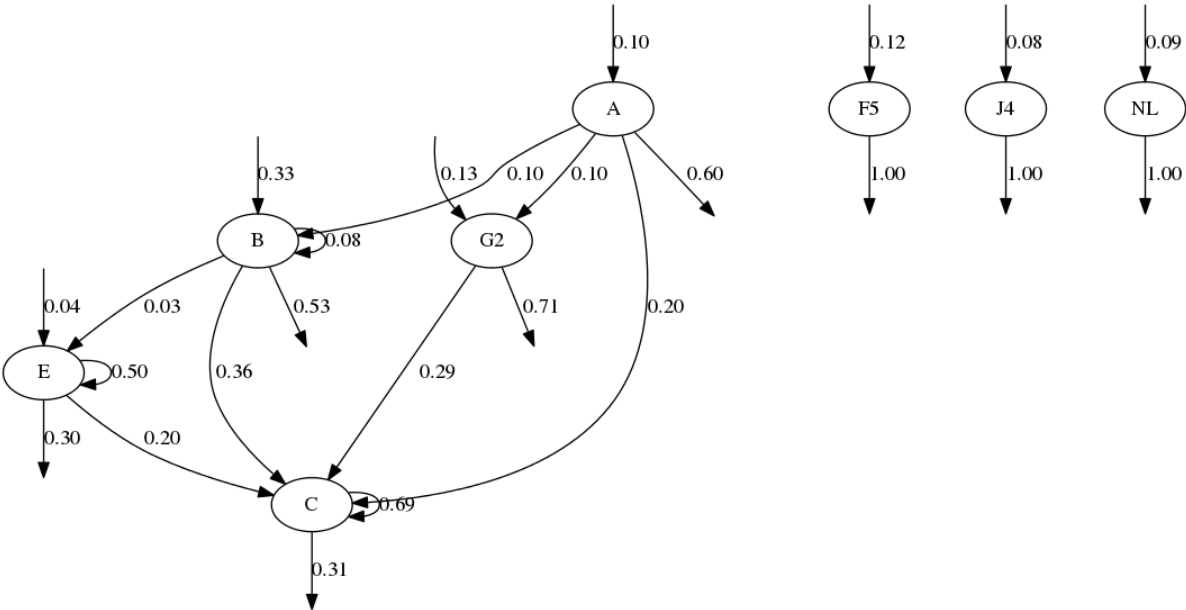
A) Cuixmala



B) Chamela



C) Careyes



Hubo una correlación significativa en la proporción condicional de notas entre las tres áreas de anidación para ambos el intervalo +1 como el intervalo +2, aunque los coeficientes de correlación fueron mayores para el intervalo +1 (Tabla 2). Para el intervalo +1, hubo una mayor correlación del área de Chamela con el área de Cuixmala (Tabla 2A), y una menor correlación en general con el área de Careyes (Tabla 2A y 2B). Para el intervalo +2, hubo una mayor correlación entre las áreas de Cuixmala y Careyes (Tabla 2B).

Tabla 2. Resultado de la correlación de Pearson de la proporción condicional de notas que siguen la nota inicial relacionando entre las tres áreas de anidación, para A) Intervalo +1, y B) Intervalo +2.

A) Intervalo +1

	Cuixmala	Careyes
Chamela	$r = 0.583; t_{170} = 9.3, P < 0.001$	$r = 0.374; t_{171} = 5.3, P < 0.001$
Cuixmala	-	$r = 0.402; t_{170} = 5.7, P < 0.001,$

A) Intervalo +2

	Cuixmala	Careyes
Chamela	$r = 0.279, t_{202} = 4.1, P < 0.001$	$r = 0.243; t_{123} = 2.8, P < 0.006$
Cuixmala	-	$r = 0.344; t_{189} = 5.0, P < 0.001,$

Cuando analizamos individualmente la sintaxis de cada macho, encontramos diferencias visibles entre las redes sintácticas, principalmente en el número de interacciones en tre notas (Apéndice 1). El análisis de ji cuadrada demostró que para el intervalo +1 la asociación de la nota

criterio con el objeto que le sigue es significativa para cada uno de los machos (exceptuando el macho 1C), indicando que los machos no emiten las notas al azar. Dado que la emisión de notas por el macho 1C podría ser azarosa, lo eliminamos del análisis del intervalo +2 y del análisis de correlación con la distancia entre nidos. Para el intervalo +2, encontramos que los machos CO y CP no presentaron una asociación significativa entre las notas criterio y la segunda nota objeto que les sigue (Tabla 3). Finalmente, la prueba de Mantel demostró que la matriz de coeficientes de correlación de la transición condicional de notas al intervalo +1 para cada macho no estuvo correlacionado con la distancia entre nidos (Mantel: $r = -0.059$, $P = 0.694$, repeticiones 9999), lo que indica que al parecerse en la transición condicional de secuencia de notas no está correlacionada con que tan cerca o lejos se encuentran los nidos de los machos.

Tabla 3. Resultados de ji cuadrada para cada uno de los 18 machos indicando la asociación entre las notas criterio y objetivo para los intervalos +1 y +2.

Identificación del macho	Intervalo	Ji cuadrada	Grados de libertad	Valor de P
1C	+1	36.2	36	0.461
	+2	-	-	-
AS	+1	197.6	49	< 0.001
	+2	118.2	36	< 0.001
CA	+1	253.7	81	< 0.001
	+2	222.7	81	< 0.001
CB	+1	285.8	64	< 0.001
	+2	148.7	49	< 0.001
CJ	+1	323.4	81	< 0.001
	+2	348.3	81	< 0.001
CM	+1	444.6	196	< 0.001

	+2	543.4	196	< 0.001
CO	+1	91.4	36	< 0.001
	+2	33.3	36	0.599
CP	+1	34.5	16	0.005
	+2	13.4	9	0.147
FC	+1	295.6	169	< 0.01
	+2	225.3	169	0.002
FH	+1	287.6	100	< 0.001
	+2	173.0	100	< 0.001
GA	+1	778.6	144	< 0.001
	+2	580.9	144	<0.01
GB	+1	347.3	81	< 0.001
	+2	302.7	81	< 0.001
GJ	+1	334.3	169	< 0.001
	+2	391.8	169	< 0.001
GU	+1	462.2	64	<0.01
	+2	314.1	64	< 0.001
HE	+1	226.4	121	< 0.001
	+2	148.6	121	0.045
K3	+1	2027.1	196	< 0.001
	+2	1570.4	169	< 0.001
KR	+1	462.4	144	< 0.001
	+2	384.6	144	< 0.001
UC	+1	154.3	100	< 0.01
	+2	127.2	100	0.035

DISCUSION

Diversidad y variación en composición de notas

Reportamos que el llamado de anidación es una conducta vocalmente diversa, con un repertorio vocal de 43 tipos de notas para 18 machos, donde las notas A, B y C son las más emitidas. Dichos resultados concuerdan con la alta diversidad de notas y las notas más comunes registradas en el llamado de anidación por Montes-Medina et al. (2016), aunque en el presente estudio registramos un mayor número de tipos de notas en el llamado de anidación. Esto se debe principalmente a que diferentes individuos fueron grabados en el presente estudio. Existe la posibilidad de que el repertorio pueda aumentar al considerar diferentes individuos, dado que en el loro nuca amarilla se ha determinado variación en la composición de notas a distintos niveles de organización social (Dahlin y Wright 2009). Asimismo, en el presente estudio se obtuvieron una mayor cantidad de grabaciones durante la etapa inicial de llegada de los machos al nido, pudiendo distinguir una mayor variedad de notas largas introductorias. Por lo tanto, al tener una mayor cantidad de grabaciones y de nuevos registros de individuos se obtuvieron un total de aproximadamente 23 tipos de notas en la etapa inicial, diferente al reportado por Montes-Medina et al. (2016) que reportó sólo 15 notas iniciales, lo que explica el mayor número de tipos de notas.

Cabe destacar que el repertorio vocal empleado por cada macho tuvo correlación negativa con la distancia al vecino más cercano, indicando que, a una menor distancia entre nidos, los machos emplearían un mayor repertorio en su llamado de anidación. Una hipótesis por la cual hay diferencias en el repertorio empleado por los machos es debido a la densidad poblacional, por lo que los individuos tendrían que emplear un mayor repertorio para diferenciarse de otros machos y ser reconocidos por la hembra. Esto ocurre en otras especies de aves, donde la densidad

de individuos puede afectar el tamaño de repertorio. Sin embargo, en aves sólo existen estudios previos que indican que la densidad de individuos afecta el tamaño del repertorio a nivel especie (Catchpole 1980, Kroodsma 1977), sin tener pruebas de que esto pueda ocurrir a nivel individual. Otra explicación para la correlación negativa con distancia entre vecinos, es que los machos del loro corona lila están aprendiendo las vocalizaciones vecinas, por lo que solamente los machos que tengan nidos cercanos presentarán un mayor repertorio. Esto es muy similar a lo reportado para los machos adultos del Carbonero común (*Parus major*), los cuales aumentan la composición de su repertorio vocal aprendiendo nuevos cantos de sus vecinos (McGregor y Krebs 1989). Los psitácidos son especies de aprendizaje abierto, por lo que son capaces de aprender nuevas vocalizaciones en edad adulta y entre mayor número de vecinos cercanos, mayor posibilidad de aprender nuevas vocalizaciones.

Por último, un mayor repertorio con mayor cercanía de vecinos podría indicar una función de territorialidad en el llamado de anidación. Para el loro corona lila, el contexto agonístico tiene la mayor variedad de tipos de notas y notas exclusivas (Montes-Medina et al. 2016). En especies de aves canoras, cantos con un mayor repertorio son más efectivos para la defensa del territorio (Krebs et al. 1978). En psitácidos, la cacatúa enlutada (*Probosciger aterrimus*) presenta un repertorio vocal complejo que podría tener función en la defensa territorial (Zdenek et al. 2015). Dado que los psitácidos presentan comportamiento agonístico alrededor del nido (Renton 2004), es posible que el llamado de anidación también tiene una función territorial, aunque su función principal sea la comunicación entre pareja, como ocurre por ejemplo con el llamado de dueto del loro nuca amarilla (Wright 1996).

Por otro lado, encontramos variación entre las tres áreas de anidación en la composición y la proporción de notas en el llamado de anidación, además de la duración de las notas, lo cual

podría indicar la existencia de variación geográfica. En otras especies de aves se ha reportado que al cambiar la proporción de notas en el canto pueden modificar el mensaje (Mahurin y Freeberg 2009), mientras en el Gorrión Cantor (*Melospiza melodia*) se ha encontrado diferencias entre poblaciones en la composición de notas (Harris y Lemon 1972). En psitácidos, se reporta la existencia de variación geográfica en composición y proporción de notas en los llamados de dueto en el loro nuca amarilla (*Amazona auropalliata*), donde encuentran que la composición de notas es la característica menos conservada (Dahlin y Wright 2009). Esto podría indicar que los psitácidos emplean como mecanismo de reconocimiento entre poblaciones la composición y proporción de notas en los llamados, permitiendo reconocer a individuos de diferentes áreas.

Sintaxis combinatoria

Los llamados de anidación de los machos del loro corona lila es tuvieron compuestos de un repertorio vocal de notas que presentaron un orden secuencial en su emisión, con mayor probabilidad secuencial para algunas combinaciones de notas. Encontramos una asociación significativa entre notas criterio y objetivo, lo que indica que los machos del loro corona lila no emiten notas al azar en el llamado de anidación, pero más bien existen reglas sintácticas ambos por macho individual y por área de anidación. Esto sugiere la existencia de reglas sintácticas combinatorias, parecida al de los humanos, donde un pequeño set de fonemas son agrupadas para formar unidades léxicas más complejas (Hailman et al., 1987). La generación de combinaciones de notas es un requisito para considerarlo una sintaxis combinatoria (Leger 2005).

Una sintaxis combinatoria ha sido reportada en las señales acústicas de otras aves, principalmente para aves canoras (Beer 1976, Hailman 1985, Hailman et al., 1987; Ficken et al., 1994, Freeberg y Lucas 2002, Rendall y Kaluthota 2013), y en muy pocas veces para aves

suboscinas (Leger 2005) y no oscinas como los colibríes (Rusch et al., 1996). Suzuki et al. (2016) reportan experimentalmente para individuos silvestres del carbonero japonés, la existencia de sintaxis combinatoria. Para los psitácidos, únicamente se ha reportado sintaxis combinatoria en los llamados de dueto del loro nuca amarilla (Wright y Dahlin 2007, Dahlin y Wright 2009). El loro corona lila presenta un uso constante de las notas más comunes B y C, presentando variaciones importantes en la sintaxis de su empleo, en el número de notas, la tasa de emisión de éstas y en el empleo de las demás notas menos comunes, lo cual podría reflejar una comunicación más compleja. Sin embargo, aún faltaría demostrar experimentalmente si la modificación de la sintaxis podría modificar el mensaje original.

Existen diferentes teorías acerca de la función de las sintaxis combinatoria en la comunicación, la principal es que diferentes tipos de notas dentro de un conjunto sintáctico indican diferentes mensajes, mientras el número de repeticiones de las notas indican la intensidad del mensaje (Hailman et al., 1987, Ficken et al. 1994, Freeberg y Lucas 2002). En el llamado de anidación de los machos del loro corona lila encontramos una gran diversidad de tipos de notas con una mayor duración de las notas (Montes-Medina et al. 2016), además de variaciones en la probabilidad secuencial combinatoria de notas entre individuos y áreas de anidación. Esto indica que el llamado de anidación del macho podría servir para: 1) enviar mayor información y comunicar la importancia del mensaje; y 2) indicar la identidad del individuo y del área de anidación de donde proviene. La complejidad y flexibilidad en las sintaxis combinatoria que registramos para los llamados de anidación de los machos del loro corona lila podría reflejar la importancia de esta señal acústica en atraer la atención de la hembra dentro del nido para que salga a ser alimentada. Por lo tanto, es importante realizar estudios experimentales para

comprobar la función del llamado de anidación y el arificar el papel que juega la sintaxis combinatoria en la comunicación animal.

Variación individual y entre áreas de anidación en la sintaxis

Pudimos observar variaciones en la probabilidad secuencial para las combinaciones de notas entre áreas de anidación y machos individuales, lo que indica una flexibilidad en la sintaxis combinatoria empleada por el loro corona lila. Hubo variación en el grado de correlación entre áreas de anidación para las secuencias al intervalo +1 (nota objetivo inmediato) y +2 (segunda nota objetivo), aunque a nivel de individuos, la similitud entre machos en secuencias de notas criterio con notas objetivo no estaba correlacionado con la distancia entre sus nidos. Para psitácidos, el único estudio que ha reportado reglas sintácticas fue para el llamado de dueto del loro nuca amarilla (*Amazona auropalliata*), con variación entre áreas y entre individuos (Wright y Dahlin 2007, Dahlin y Wright 2009). Variaciones en la sintaxis podrían comunicar distintos mensajes o indicar identidad, como en el Carbonero Japonés (*Parus minor*) donde modificaciones de la sintaxis combinatorio en los llamados de alarma pueden indicar el tipo de depredador y tienen distintos significados para los individuos receptores de las señales acústicas (Suzuki 2014, Suzuki et al. 2016). Por lo tanto, la variación entre machos en la sintaxis del llamado de anidación podría transmitir distintos mensajes y permitir al macho ser eficientemente reconocido por la hembra, evitando llamar la atención de conspecíficos o depredadores y reduciendo el riesgo de falsos positivos provocados por los llamados de otra pareja cercana (Waltman y Beissinger 1992, Beissinger et al. 1998, Renton 2004).

Estrategia de diferenciación individual

El repertorio vocal del llamado de anidación de los machos del loro corona lila tuvo como base el empleo de 3 tipos de notas principales; sin embargo, existió una gran variabilidad en el empleo de las 40 notas restantes por parte de los machos, encontrando un rango que va desde 5 hasta 14 tipos de notas en su repertorio. Además de la variación en el tamaño de repertorio vocal individual, registramos diferencias en las reglas sintácticas entre machos. La modificación experimental de la composición de notas y la sintaxis puede permitir a los animales el aumentar la variedad de los mensajes que pueden emitir (Smith 1988, 1991; Freeberg y Lucas 2002; Freeberg et al. 2003; Arnold y Zuberbühler 2006) o cambiar la identidad del emisor y su reconocimiento (Zuberbühler 2002, Arnold y Zuberbühler 2006, Briefer et al. 2008, Ouattara et al. 2009a, Ouattara et al. 2009b). Por ejemplo, en las londras (*Alauda arvensis*), Briefer (2013) encontró que los individuos pueden volverse familiares o desconocidos a partir de modificar la sintaxis por medio de experimentos de playback.

Sin embargo, aumentar el repertorio vocal puede ser contraproducente. Bolhuis y Eda-Fujiwara (2010) proponen que una señal monótona con un pequeño repertorio causa la habituación de la hembra identificando más fácilmente a su pareja. Por lo tanto, sería interesante investigar para el loro corona lila si el tiempo de respuesta de la hembra está relacionado con el tamaño del repertorio del macho, donde a mayor repertorio mayor tiempo de reacción de la hembra.

La posible estrategia para la diferenciación individual en el llamado de anidación del macho no solamente se encontraría en la composición de notas y en la sintaxis. Estudios previos en la fonología de las notas más comunes B y C y la sílaba BCC del llamado de anidación del loro corona lila demostró que existía variación individual en las características acústicas de los

machos (Montes-Medina 2012). De igual forma, el empleo de notas de larga duración, emitidas principalmente durante la etapa inicial del llamado de anidación cuando el macho se acerca volando al nido, podría indicar identidad del individuo. Sin embargo, a pesar de que sabemos la existencia de variación en la fonología, composición de notas y sintaxis, desconocemos la importancia de cada variable por lo que el siguiente paso sería probar experimentalmente la importancia de estas variables, probablemente a través de experimentos de playback, como se ha realizado para otras especies (Holland et al. 2000, Nowicki et al. 2001, Cluca et al. 2004, Dahlin y Wright 2012).

CONCLUSIÓN

A partir de lo encontrado en este estudio, la variación existente en la composición de notas y la sintaxis tanto de manera individual como regional sugiere que el llamado de anidación es una forma de comunicación compleja y flexible, permitiendo a los machos comunicarse a partir de múltiples variantes y evitando repeticiones y riesgos para las parejas que lo emiten. Además, estas variaciones podrían indicar la existencia de variación geográfica, debido a una diferencia en repertorio, lo cual podría estar influenciado principalmente por la necesidad de diferenciarse de otros machos cuando la cercanía al vecino es estrecha. Por lo tanto, el llamado de anidación del macho del loro corona lila presenta una composición de notas amplia y una sintaxis combinatoria flexible, lo cual lo hace un mecanismo de comunicación complejo, capaz de adaptarse y moldeado principalmente por la interacción entre la pareja reproductiva.

LITERATURA CITADA

Alzola, C. y Harrell, F.E. 2006. An introduction to S-Plus and the Hmisc and Design libraries.

- Arnold, K., y K. Zuberbühler. 2006. Language evolution: Semantic combinations in primate calls. *Nature* **441**:303-303.
- Bakeman, R., y J. M. Gottman. 1986. *Observing interaction: An introduction to sequential analysis*. 1st edition edition. Cambridge University Press, New York.
- Bakeman, R., y V. Quera. 1995. *Analyzing Interaction: Sequential Analysis with SDIS and GSEQ*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Bakeman, R., y V. Quera. 2016. GSEQ: Generalized Sequential, Version 5.1.23, April 15, 2016. URL: <http://www2.gsu.edu/~psyab/gseq/index.html>.
- Baker, M. C. 1975. Song dialects and genetic differences in white-crowned sparrows (*Zonotrichia leucophrys*). *Evolution* **29**:226-241.
- 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.
- Beer, C. 1976. Some complexities in the communication of gulls. *Annals of the New York Academy of Sciences*. **280**:413-432.
- 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.
- Bolhuis, J. J., y H. Eda-Fujiwara. 2010. Birdsong and the brain: the syntax of memory. *NeuroReport* **21**:395-398.
- Briefer, E., T. Aubin, K. Lehongre, y F. Rybak. 2008. How to identify dear enemies: the group signature in the complex song of the skylark *Alauda arvensis*. *Journal of Experimental Biology* **211**:317-326.

- Briefer, E. F., F. Rybak, y T. Aubin. 2013. Does true syntax or simple auditory object support the role of skylark song dialect? *Animal Behaviour* **86**:1131-1137.
- Brown, T.J. y Handford, P. (1996). Acoustic signal amplitude patterns: a computer simulation investigation of the acoustic adaptation hypothesis. *Condor* 98, p. 608-623.
- Bullock, S. H. 1986. Climate of Chamela, Jalisco, and trends in the south coastal region of Mexico. *Archives for Meteorology, Geophysics, and Bioclimatology, Series B* **36**:297-316.
- Bullock, S. H., y J. A. Solis-Magallanes. 1990. Phenology of canopy trees of a tropical deciduous forest in Mexico. *Biotropica* **22**:22-35.
- Catchpole, C. K. 1980. Sexual selection and the evolution of complex songs among European Warblers of the genus *Acrocephalus*. *Behaviour* **74**:149-165.
- 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**.
- Dahlin, C., y T. Wright. 2012. Does syntax contribute to the function of duets in a parrot, *Amazona auropalliata*? *Animal Cognition* **15**:647-656.
- 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.
- Doutrelant, C., A. Leitao, M. Giorgi, y M. Lambrechts. 1999. Geographical variation in Blue Tit song, the result of an adjustment to vegetation type? *Behaviour* **136**:481-493.
- Doutrelant, C., A. Leitao, K. Otter, y M. M. Lambrechts. 2000. Effect of blue tit song syntax on great tit territorial responsiveness an experimental test of the character shift hypothesis. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **48**:119-124.

- Dray, S., y A.-B. Dufour. 2007. The ade4 package: implementing the duality diagram for ecologists. *Journal of statistical software* **22**:1-20.
- Fernández-Juricic, E., M. B. Martella, y E. V. Alvarez. 1998. Vocalizations of the Blue-fronted Amazon (*Amazona aestiva*) in the Chancaní Reserve, Córdoba, Argentina. *Wilson Bulletin* **110**:352-361.
- Ficken, M. S., E. D. Hailman, y J. P. Hailman. 1994. The Chick-a-Dee Call System of the Mexican Chickadee. *The Condor*. **96**:70-82.
- Ficken, M. S., K. M. Rusch, S. J. Taylor, y D. R. Powers. 2000. Blue-throated Hummingbird song: a pinnacle of nonoscine vocalizations. *The Auk* **117**:120-128.
- Forshaw, J.M. 1989. *Parrots of the world*, 3rd ed. Blanford Press, London.
- Freeberg, T. M., y J. R. Lucas. 2002. Receivers respond differently to chick-a-dee calls varying in note composition in Carolina chickadees, *Poecile carolinensis*. *Animal Behaviour* **63**:837-845.
- Freeberg, T. M., J. R. Lucas, y B. Clucas. 2003. Variation in chick-a-dee calls of a Carolina chickadee population, *Poecile carolinensis*: identity and redundancy within note types. *The Journal of the Acoustical Society of America* **113**:2127-2136.
- Gil, D., y P. J. B. Slater. 2000. Song organisation and singing patterns of the Willow Warbler, *Phylloscopus trochilus*. *Behaviour* **137**:759-782.
- Hailman Jack, P., S. Ficken Millicent, y W. Ficken Robert. 1985. The "chick-a-dee" calls of *Parus atricapillus*: A recombinant system of animal communication compared with written English. *Semiotica*. **56**:191.

- Hailman, J. P., y M. S. Ficken. 1986. Combinatorial animal communication with computable syntax: Chick-a-dee calling qualifies as "Language" by structural linguistics. *Animal Behaviour* **34**:1899-1901.
- Hailman, J. P., M. S. Ficken, y R. W. Ficken. 1987. Constraints on the structure of combinatorial "Chick-a-dee" calls. *Ethology* **75**.
- Harris, M. A., y R. E. Lemon. 1972. Songs of song sparrows (*Melospiza melodia*): individual variation and dialects. *Canadian Journal of Zoology* **50**:301-309.
- Holland, J., T. Dabelsteen, y A. L. p. Paris. 2000. Coding in the song of the wren: importance of rhythmicity, syntax and element structure. *Animal Behaviour* **60**:463-470.
- Krebs, J., R. Ashcroft, y M. Webber. 1978. Song repertoires and territory defence in the Great Tit. *Nature* **271**.
- Kroodsma, D. E., B. E. Byers, L. H. Sylvia, C. Hill, M. Dolly, R. B. Jeffrey, D. Jo-Anne, D. Elizabeth, J. Farrington, F. B. Gill, H. Peter, I. Doug, K. Geoff, M. Linda, A. M. Curtis, O. Jan, P. K. Stoddard, y K. Wilda. 1999. Geographic variation in Black-Capped Chickadee songs and singing behavior. *The Auk* **116**:387-402.
- Leger, D. W. 2005. First documentation of combinatorial song syntax in a suboscine passerine species. *The Condor* **107**:765-774.
- Lott, E. J., S. H. Bullock, y J. A. Solis-Magallanes. 1987. Floristic diversity and structure of upland and arroyo forests of coastal Jalisco. *Biotropica* **19**.
- McGregor, P. K., y J. R. Krebs. 1989. Song learning in adult Great Tits (*Parus major*): effects of neighbours. *Behaviour* **108**:139-159.
- Mahurin, E. J., y T. M. Freeberg. 2009. Chick-a-dee call variation in Carolina chickadees and recruiting flockmates to food. *Behavioral Ecology* **20**:111-116.

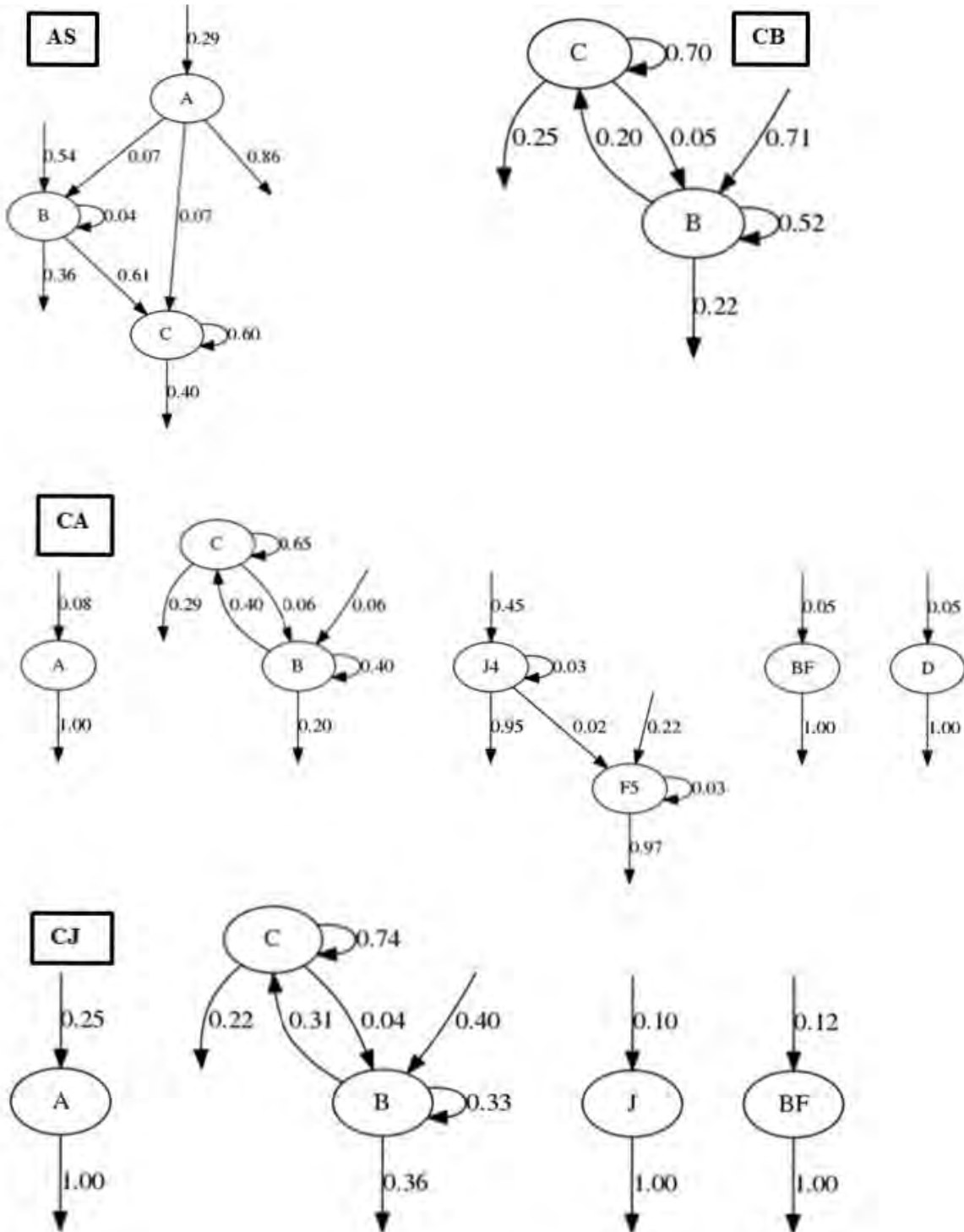
- Mantel, N. 1967. The detection of disease clustering and a generalized regression approach. *Cancer Research*. **27**:209-220.
- Marler, P. 1997. Three models of song learning: Evidence from behavior. *Journal of Neurobiology* **33**:501-516.
- Montes-Medina, A. C. 2012. Caracterización y evaluación de la variación individual en las vocalizaciones del loro corona lila (*Amazona finschi*) en Jalisco, México. Universidad Nacional Autónoma de México, México DF.
- Montes-Medina, A. C., A. Salinas-Melgoza, y K. Renton. 2016. Contextual flexibility in the vocal repertoire of an Amazon parrot. *Frontiers in Zoology*. **13**:1-13.
- Newcombe, R. G. 1998. Two-Sided Confidence Intervals for the Single Proportion: Comparison of Seven Methods. *Statistics in Medicine* **17**: 857–872.
- Newcombe, R. G. 1998. Interval Estimation for the Difference Between Independent Proportions: Comparison of Eleven Methods. *Statistics in Medicine* **17**:873–890.
- Nowicki, S., S. Peters, W. A. Searcy, y C. Clayton. 1999. The development of within-song type variation in song sparrows. *Animal Behaviour* **57**:1257-1264.
- Nowicki, S., W. A. Searcy, M. Hughes, y J. Podos. 2001. The evolution of bird song: male and female response to song innovation in swamp sparrows. *Animal Behaviour* **62**:1189-1195.
- Ouattara, K., A. Lemasson, y K. Zuberbühler. 2009. Campbell's Monkeys use affixation to alter call meaning. *PLoS ONE* **4**:e7808.
- Ouattara, K., A. Lemasson, y K. Zuberbühler. 2009. Campbell's monkeys concatenate vocalizations into context-specific call sequences. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **106**:22026-22031.

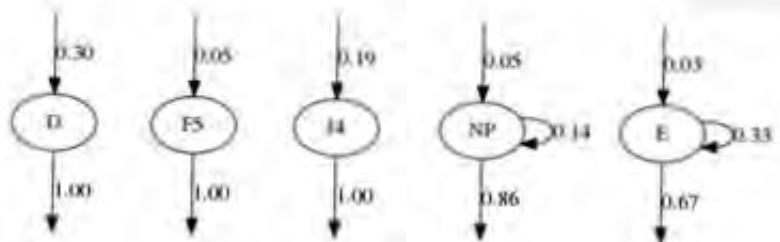
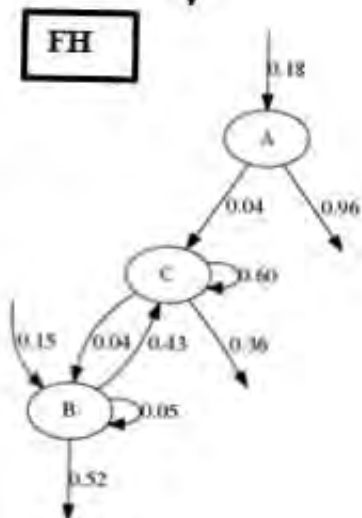
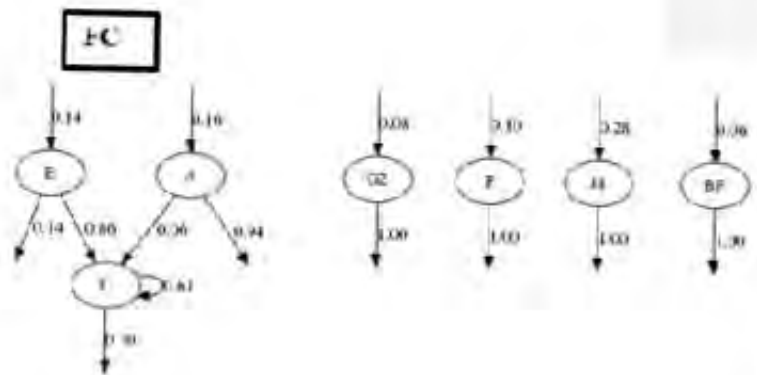
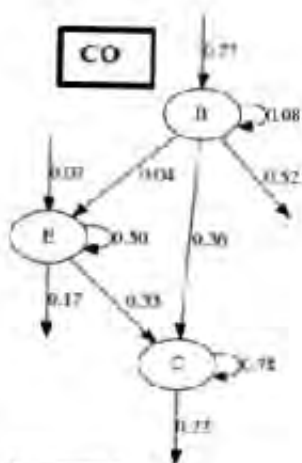
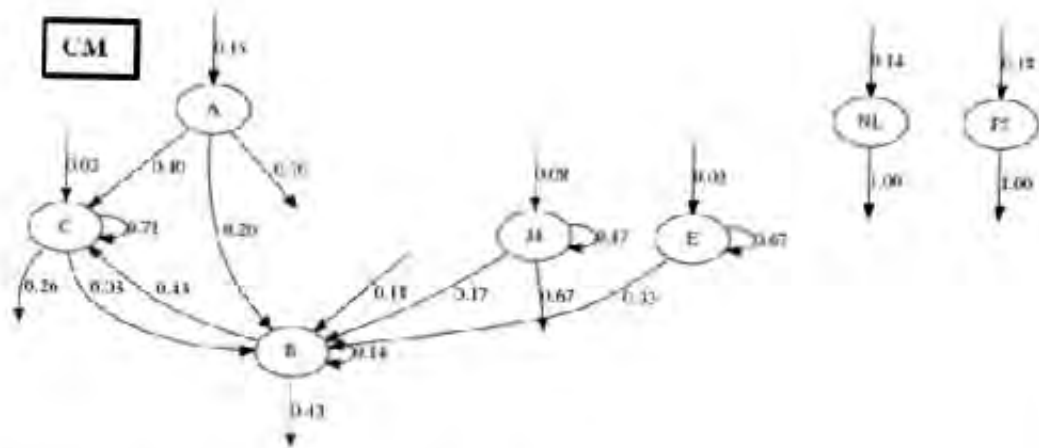
- Quinn, G. P., y M. J. Keough. 2002. Experimental design and data analysis for biologists. Cambridge University Press, Cambridge.
- R Core Team. 2015. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL: <https://www.R-project.org/>
- Rendall, D., y C. D. Kaluthota. 2013. Song organization and variability in Northern House Wrens (*Troglodytes aedon parkmanii*) in western Canada. *Auk* **130**:1–12.
- Renton, K., y A. Salinas-Melgoza. 1999. Nesting behavior of the Lilac-crowned Parrot. *Wilson Bulletin* **111**:488-493.
- Renton, K. 2004. Agonistic interactions of nesting and nonbreeding macaws. *The Condor* **106**:354-362.
- Rusch, K. M., C. L. Pytte, y M. S. Ficken. 1996. Organization of agonistic vocalizations in Black-Chinned Hummingbirds. *The Condor*. **98**:557-566.
- 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.
- Searcy, W. A., y M. Andersson. 1986. Sexual Selection and the Evolution of Song. *Annual Review of Ecology and Systematics* **17**:507-533.
- Smith, W. J. 1988. Patterned daytime singing of the eastern wood-pewee, *Contopus virens*. *Animal Behaviour*. **36**:1111-1123.
- Smith, W. J. 1991. Singing is based on two markedly different kinds of signaling. *Journal of Theoretical Biology*. **152**:241-253.

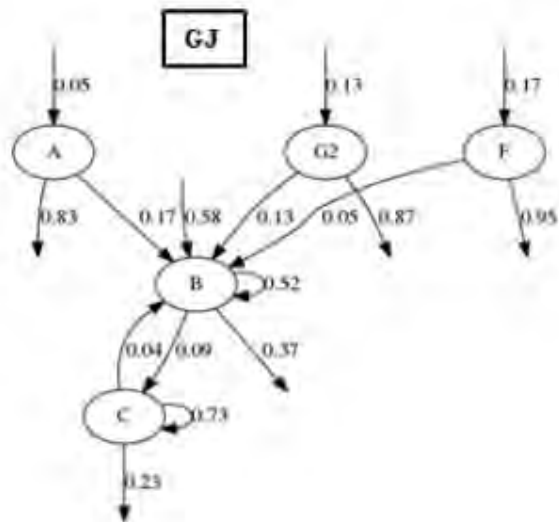
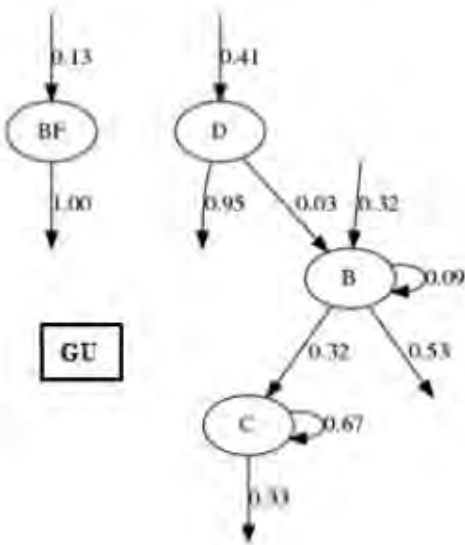
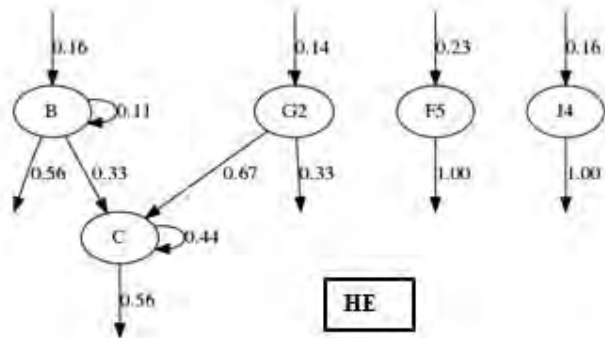
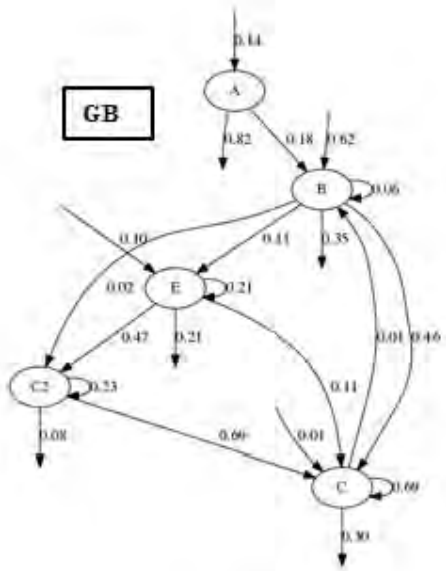
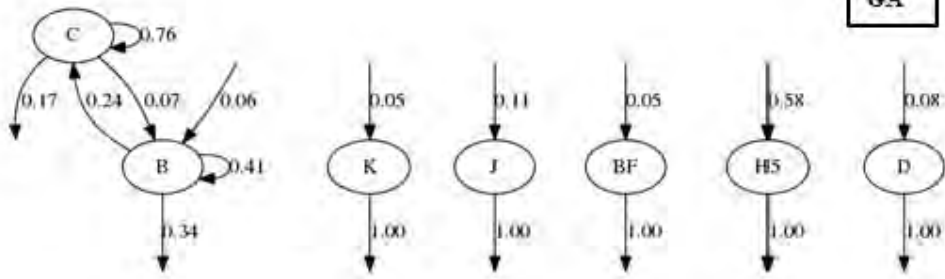
- Spoon TR (2006) Parrot reproductive behavior, or who associates, who mates, and who cares? Páginas 63–78 in: A.U. Luescher. Manual of Parrot Behavior. Wiley-Blackwell, Ames, Iowa.
- Suzuki, T. N. 2014. Communication about predator type by a bird using discrete, graded and combinatorial variation in alarm calls. *Anim Behav* **87**.
- Suzuki, T. N., D. Wheatcroft, y M. Griesser. 2016. Experimental evidence for compositional syntax in bird calls. *Nat Commun.*, 7.
- 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.
- Todt, D., y H. Hultsch. 1998. . Hierarchical learning, development and representation of song. Páginas 275–303 in I. P. R. Balda, and A. Kamil, editor. *Animal cognition in nature*. Academic Press, San Diego, CA.
- Waas, J. R. 1991. The risks and benefits of signalling aggressive motivation: a study of cave-dwelling little blue penguins. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **29**:139-146.
- Waltman, J. R., y S. R. Beissinger. 1992. Breeding behavior of the Green-rumped Parrotlet. *The Wilson Bulletin* **104**:65-84.
- Wilson, E. B. 1927. Probable inference, the law of succession, and statistical inference. *J. Am. Stat. Assoc.* **22**:209-212.
- Wilson, E. O. 1975. *Sociobiology: The New Synthesis*. Cambridge, Massachusetts: Harvard University Press.
- 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., y C. Dahlin. 2007. Pair duets in the yellow-naped amazon (*Amazona auropalliata*):
Phonology and syntax. Behaviour **144**:207-228.
- Zdenek, C. N., R. Heinsohn, y N. E. Langmore. 2015. Vocal complexity in the palm cockatoo
(*Probosciger aterrimus*). Bioacoustics **24**:253-267.
- Zuberbühler, K. 2002. A syntactic rule in forest monkey communication. Animal Behaviour.
63:293-299.

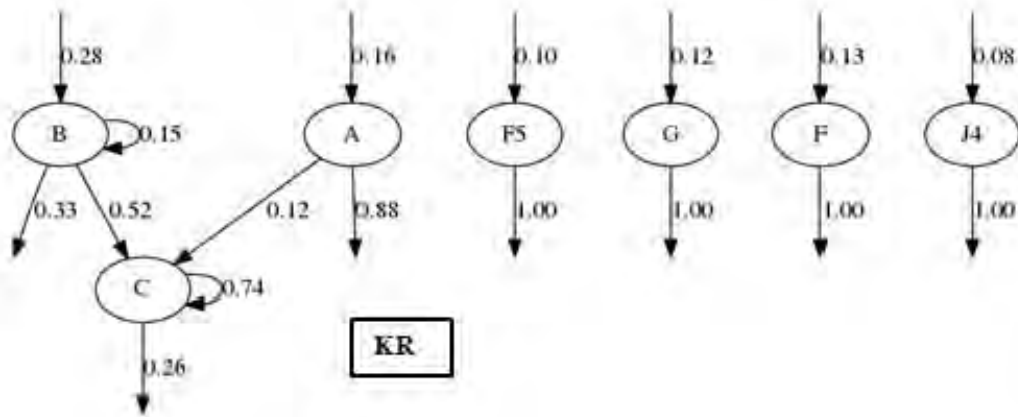
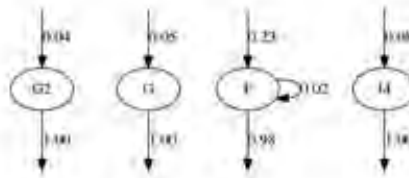
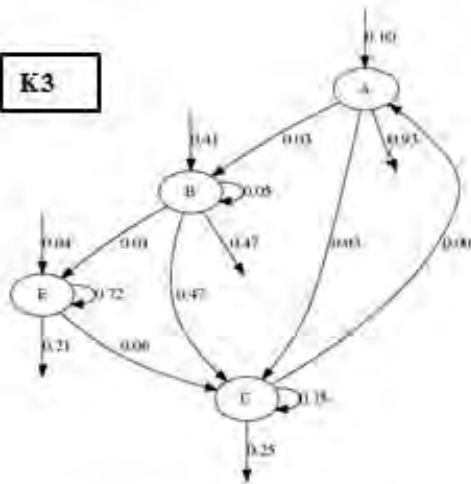
Apéndice 1. Redes sintácticas para cada uno de los 16 machos de la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala con un intervalo de tiempo entre notas de 1 segundo. Cada red está identificada por dos letras que definen el macho que la emitió.



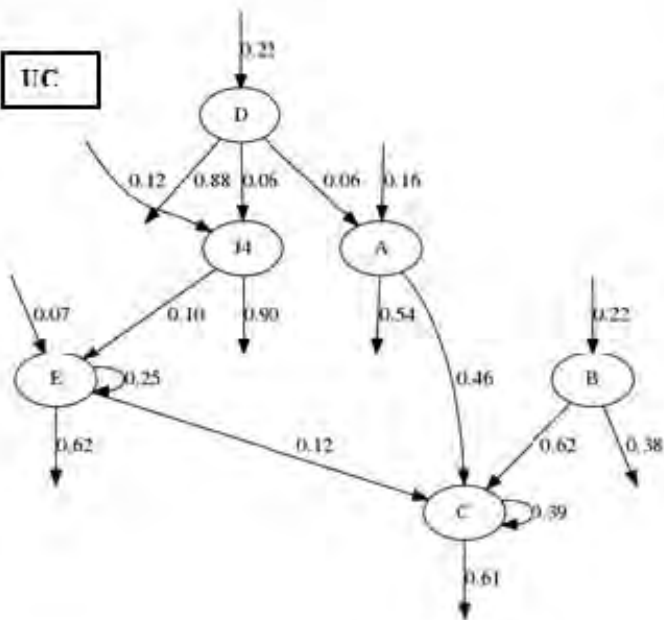




K3



UC



CAPÍTULO 3. PRUEBA EXPERIMENTAL DEL MECANISMO DE DISCRIMINACIÓN VOCAL EN EL LLAMADO DE ANIDACIÓN DEL LORO CORONA LILA

ADOLFO CHRISTIAN MONTES-MEDINA¹

KATHERINE RENTON²

¹Posgrado en Ciencias Biológicas, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México

²Estación de Biología Chamela, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Apdo. Postal 21, San Patricio, Jalisco 48980, México

RESUMEN

Los psitácidos pueden presentar variación en la composición de notas, sintaxis y fonología de sus llamados, pero pocos estudios han probado la importancia de estos atributos en el reconocimiento y discriminación de individuos. Realizamos experimentos de playback modificando los atributos del llamado de anidación de los machos del loro corona lila (*Amazona finschi*), y registramos la respuesta a esto de 6 hembras incubando dentro de la cavidad del nido. Los tratamientos consistieron en un llamado natural del macho, una prueba modificando la composición de notas, otro la sintaxis, otro la fonología y finalmente registramos el encuentro real del macho con su hembra como control. Para cada tratamiento, registramos 4 variables conductuales de respuesta de las hembras, reduciendo las variables con un análisis de componentes principales. Se obtuvo un componente principal que explicó el 74.6% de la variación total de los datos. A partir del componente resultante usamos una ANOVA de Friedman para determinar diferencias en la respuesta de la hembra entre tratamientos de playback, empleando además pruebas posthoc para comprobar diferencias entre tratamientos. Además, realizamos pruebas pareadas no paramétricas de Wilcoxon para comparar la respuesta de la hembra a cada tratamiento con el control. Encontramos diferencias significativas entre tratamientos de playbacks, donde el análisis posthoc demostró que la prueba con el llamado natural del macho difirió significativamente de los playbacks con modificación de sintaxis y fonología. Asimismo, el análisis pareado de Wilcoxon mostró que las hembras respondieron significativamente menos a los playbacks con modificación de sintaxis, fonología y composición de notas comparado con el control, pero su respuesta al playback natural sin modificación del llamado no difirió de los encuentros reales. Las hembras discriminaron entre tratamientos, donde la modificación de cualquier atributo del llamado del macho redujo la respuesta de la hembra. Esto podría reflejar la importancia del llamado de

anidación en coordinar la reproducción entre machos y hembras, sugiriendo una función crítica en la comunicación. Para aves anidadoras de cavidad sin pistas visuales para identificar al emisor, las señales acústicas podrían ajustarse para reflejar individualidad, eliminando el riesgo de falsos positivos.

ABSTRACT

Parrots show variation in composition, syntax and phonology of their calls, however few studies have tested the importance of these attributes in call recognition and discrimination. We recorded response of 6 incubating Lilac-crowned Parrot (*Amazona finschi*) females to playback trials of the male nesting call: a natural call, modified note composition, syntax and phonology; and the response to a real encounter with the male nesting call as a control. For each trial, we registered 4 behavioral variables in the female response, and reduced axes for analysis with Principal Components Analysis. We then used a Friedman ANOVA to determine differences in female response among playback trials, and Wilcoxon test to compare female response to each playback with the control. One Principal Component explained 74.6% of variance, and differed significantly among playback trials. Posthoc comparison showed that playback of the natural call differed significantly from playback with modified syntax and phonology. Paired comparisons of playbacks with the control determined that females responded significantly less to modifications of syntax, phonology, and composition, but female response to playback of the natural call did not differ from real encounters. Female Lilac-crowned Parrots discriminated among playbacks, where modification of any attribute reduced female response. This may reflect the importance of the acoustic signal in coordinating reproduction, suggesting a critical communication function.

For cavity-nesting birds without visual cues to identify callers, acoustics signals could be fine-tuned to reflect individuality and avoid risks of false positive identification.

INTRODUCCIÓN

Las señales acústicas complejas permiten a los organismos comunicarse y/o identificarse en diferentes contextos conductuales y diversos ambientes, modificando y adaptando las principales características acústicas como sintaxis, fonología y composición de notas. Esta modificación de características acústicas puede permitir a los organismos aumentar la variedad de mensajes que pueden enviar o modular más exactamente un limitado número de mensajes (Smith 1988, 1991, Freeberg y Lucas 2002, Freeberg et al. 2003, Arnold y Zuberbühler 2006, Clarke et al. 2006). Para que ocurra esto, los individuos deben conocer las variaciones en características acústicas para comprender los diferentes mensajes que se pudiesen expresar.

En la comunicación vocal de aves, se ha determinado que la sintaxis, la composición de notas, la fonología o los tres pueden influir en el aprendizaje vocal (Soha y Marler 2001, Plamondon et al. 2010), la diferenciación entre individuos o sexos (Bretagnolle 1996), la elección de pareja (Baker et al. 1987, Nowicki et al. 2000), interacciones territoriales (Doutrelant et al. 2000, Holland et al. 2000,), la interacción entre diferentes poblaciones (Shiovitz y Thompson 1970, Marler y Sherman 1985, Balaban 1988, Thompson y Baker 1993, Hailman y Griswold 1996, Soha y Marler 2000, Charrier y Sturdy 2005, Briefer et al. 2008) y la interacción entre diferentes especies (Doutrelant et al. 2000).

Para conocer el papel en la comunicación que juegan éstas características acústicas, se han realizado principalmente experimentos de playback con aves canoras y cantos territoriales de machos o cantos de atracción de pareja entre machos y hembras (Balaban 1988, Mitani y Marler

1989, Doutrelant et al. 1999, Holland et al. 2000, Okanoya et al. 2000, Nowicki et al. 2001, Zuberbühler 2002, Clucas et al. 2004, Briefer et al. 2013). Sin embargo, pocos estudios han evaluado la influencia de la sintaxis, composición de notas y la fonología sobre la respuesta a las señales acústicas por especies no canoras, como los psitácidos.

En psitácidos, solamente el estudio realizado por Dahlin y Wright (2012) evalúa por medio de experimentos de playback la influencia de la sintaxis en el llamado de dueto del loro nuca amarilla (*Amazona auropalliata*), reportando que no hubo diferencia en respuesta de la pareja ante un estímulo con sintaxis rota. Sin embargo, el llamado de dueto es principalmente empleado para indicar posesión de un territorio (Smith 1994), en alarma (Harcus 1977) y para reafirmar los lazos de pareja (Thorpe y North 1965). Cabe destacar que las señales acústicas también pueden ser utilizadas para coordinar las actividades reproductivas (Bradbury y Vehrencamp 2011). Durante la reproducción, los psitácidos emplean señales acústicas para coordinar sus actividades durante la anidación, como es el caso del llamado de anidación emitido por los machos para coordinar la alimentación de la hembra mientras esta anida dentro de la cavidad incubando los huevos o crías pequeñas (Saunders 1983, Renton y Salinas-Melgoza 1999, Montes-Medina et al. 2016). Esta diferencia en función entre los duetos y el llamado de anidación es importante debido a que en el caso del llamado de anidación la alimentación de la hembra y seguridad de la nidada depende de una correcta discriminación y respuesta a la señal acústica, por lo tanto, se podría decir que la motivación y el riesgo es mayor en el llamado de anidación que en el dueto. Sin embargo, se desconoce la importancia y función de los atributos acústicos en el reconocimiento y discriminación del llamado de anidación, cuya función principal aparente es la de coordinar la alimentación de la hembra, por lo que es de gran importancia para los loros.

En el loro corona lila (*Amazona finschi*) las señales acústicas que emplean los individuos varían en composición de notas de acuerdo al contexto conductual en que se desarrollan (Montes-Medina et al. 2016), por lo que la composición y la sintaxis podrían jugar un papel vital para transmitir diferentes mensajes. Durante la anidación, los machos del loro corona lila presentan un repertorio diverso en sus llamados a las hembras (Montes-Medina et al. 2016, Capítulo 2), y demuestran reglas sintéticas en el llamado de anidación con variaciones entre individuos y áreas de anidación (Capítulo 2), indicando que son señales estructuralmente complejas (Hailman y Ficken 1986). Esto sugiere que la composición y la sintaxis transmiten información de importancia para el mensaje o indican identidad. Además, a partir de experimentos de playback se determinó que las hembras del loro corona lila podrían discriminar entre los machos con base en su llamado de anidación, indicando el papel de la fonología en el reconocimiento individual (Montes-Medina 2012). Sin embargo, se desconoce si la sintaxis, la fonología, la composición de notas o los tres atributos son esenciales para la correcta transmisión del mensaje en el llamado de anidación del loro corona lila. Por lo tanto, a través de experimentos de playback, se analizó el papel que juegan estos tres atributos en los llamados de anidación de machos del loro corona lila, esperando que la modificación de alguno de estos atributos altere el mensaje original y produzca un cambio en la respuesta de la hembra.

HIPÓTESIS

Las hembras del loro corona lila presentarán una respuesta nula o de menor intensidad ante llamados de modificados en composición, sintaxis y fonología, en relación al llamado de anidación natural.

OBJETIVO

Por medio de experimentos de playback, investigamos la importancia de la composición, sintaxis y fonología para la respuesta de la hembra en el llamado de anidación del macho

MÉTODO

Obtención de grabaciones

Durante los meses de febrero a marzo se realizaron grabaciones del llamado de anidación de 6 machos de loro corona lila en la Reserva de la Biosfera de Chamela-Cuixmala. El llamado de anidación del macho se realiza al momento de que éste arriba al nido a alimentar a la hembra, que permanece dentro de la cavidad del nido incubando los huevos o poluelos pequeños (Renton y Salinas-Melgoza 1999). Para asegurarnos de la identidad de la pareja, utilizamos únicamente las grabaciones de llamados del macho donde hubo respuesta de la hembra a salir del nido y juntarse con el macho para ser alimentada. Asimismo, todas las grabaciones fueron obtenidas el mismo año en que fueron realizados los playbacks. Las grabaciones fueron realizadas utilizando una grabadora portátil Marantz PMD 660 con un micrófono direccional Sennheiser™ ME66 03285 con soporte de pistola anti-vibración a una distancia de 30 metros aproximadamente para evitar perturbar a la pareja. Para asegurar obtener una correcta resolución de las grabaciones, éstas fueron guardadas en formato 16 bit.wav en tarjetas de memoria Secure Digital (SD), con una tasa de muestreo de 44.1 kHz. Posteriormente, las grabaciones fueron visualizadas y analizadas por medio de espectrogramas en Raven 1.4 (Cornell Laboratory of Ornithology, Nueva York), eliminando completamente el ruido ambiental y vocalizaciones ajenas al macho (en algunas ocasiones las hembras responden a mitad del llamado del macho, Información Personal), quedándonos exclusivamente con las vocalizaciones del macho.

Experimento de playback

Se llevaron a cabo los experimentos de playback a 4 hembras en 2013, 4 hembras en 2014 y una hembra en 2015. Sin embargo, debido a que en algunos casos, como en el nido KM3 o CO 3 (Figura 1), los experimentos se realizaron en años contiguos en la misma cavidad, se tomó solamente el experimento realizado en un año, por lo que obtuvimos finalmente un número de 6 hembras experimentales. Realizamos 4 diferentes pistas de prueba para cada hembra: natural, sintaxis, fonología y composición. Empleamos las definiciones de escritas por Yule (1996) y Dahlin y Wright (2009) donde: composición de notas es la ocurrencia y abundancia relativa de tipos de notas que están en una secuencia, la sintaxis son las reglas que gobiernan la organización y el tiempo de las notas en una secuencia de notas, y por último la fonología es la variación en estructura acústica fina de algún tipo de notas.

Las pistas de audio fueron reparadas utilizando el programa Audacity 1.3.12 Beta (<http://audacity.sourceforge.net/>) que consistían de 2 minutos de grabación de la prueba a realizar y 5 min de silencio para registrar alguna respuesta al estímulo vocal, dando un total de 7 min de pista de prueba. La prueba Natural (N) consistió en la grabación natural del macho focal, editado para eliminar cualquier ruido de fondo que no perteneciera a éste, pero conservando la composición y sintaxis (Cuadro 1). Para la pista de sintaxis (S), a partir de la pista natural, se modificó de manera arbitraria por ACMM el orden de las notas del llamado, sin alterar la composición de notas ni los tiempos en que aparecen (Cuadro 1), lo cual se le conoce también como sintaxis rota, o “broken syntax”. La pista de composición de notas (CN) consistió en modificar la composición de notas de la pista Natural, empleando de manera arbitraria otras notas emitidas por el macho focal momentos previos y posteriores a la salida de la hembra (Cuadro 1). Para la fonología (F), se dejó íntegro la composición y la sintaxis, pero se recortó cada nota del

llamado Natural reemplazándolo con la misma nota, pero de un macho diferente (Cuadro 1). Las pistas de prueba fueron reproducidas de forma aleatoria una por día en el nido focal donde se encontraba la hembra, durante la mañana o la tarde, para un total de 4 días en que duró el experimento. Por último, se utilizó como control el registro de respuesta de la hembra al encuentro real del llamado de anidación, cuando el macho focal llegaba al nido para alimentar a la hembra, comparándolo con la respuesta de la hembra ante las pruebas de playback. Sólo se emplearon estímulos acústicos para los experimentos debido a que la hembra permanece dentro de la cavidad sin observar lo que ocurre fuera de ésta, por lo que las vocalizaciones del macho son lo único que emplea para reconocer a su pareja.

Cuadro 1. Pruebas de playback, ejemplos e importancia biológica de las diferentes pistas aplicadas a hembras anidando

Variable a modificar	Ejemplo de secuencia	Importancia biológica
Natural (sin modificar)	BCC BCC B B B BCCCC	Coordinar actividades reproductivas ¹
Sintaxis	CBC CBC C C C CBBBB	Identidad, información del mensaje, competencia intraespecífica ²
Composición de notas	DJJ DJJ D D D DJJJJ	Identidad, variación geográfica, organización social ³
Fonología (otro macho)	BCC BCC B B B BCCCC	Reconocimiento individual ⁴

¹ Montes-Medina et al. 2016

² Doutrelant et al. 2000, Briefer et al. 2013, Suzuki 2014, Suzuki et al. 2016.

³ Catchpole 1980, Kroodsma 1996, Dahlin & Wright 2009

⁴ Montes-Medina 2012, Berg et al. 2011, Thomsen et al. 2013

Para la respuesta de la hembra a los experimentos de playback, se registraron 4 variables cuantitativas y temporales: 1) Latencia de respuesta de la hembra (segundos hasta observar alguna respuesta de la hembra, generalmente al asomarse fuera de la cavidad); 2) Latencia de la hembra en salir volando de la cavidad (segundos hasta la hembra vuela de la cavidad); 3) Número total de vocalizaciones emitidas por la hembra; y 4) Índice de Actividad de la hembra que va en una escala incremental de 0 a 5, donde: 0= Ningún reacción por la hembra, 1= La hembra se asoma a la entrada de la cavidad, 2= La hembra saca la cabeza de la cavidad y busca al macho, 3= La hembra saca el cuerpo de la cavidad, 4= La hembra sale volando de la cavidad, y 5= La hembra sale volando y vocaliza.

Todas las pruebas se reprodujeron con una bocina MIPRO MA-202 (MIPRO Electronics) de 15 a 30 m del árbol focal y en el caso del encuentro real, se mantuvo puesta la bocina durante la visita del macho para eliminar un efecto visual de la bocina. A pesar de que el volumen de la bocina no se estableció con un medidor de sonido (soundmeter), el volumen se estableció reproduciendo un día antes el llamado para corroborar que se escuchará lo más real posible, observando resultados positivos con la respuesta natural de la hembra. La bocina se colocó desde un día antes, o el mismo día como mínimo una hora antes de la visita del macho (evitando perturbar a la hembra), en una posición elevada entre las ramas de un árbol en dirección al nido y las reproducciones fueron dirigidas a la entrada de la cavidad donde se encontraba la hembra. El experimento se realizó durante las mañanas (07:30-09:00) o las tardes (16:00-18:00 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. La respuesta de la hembra ante el estímulo se registró con ayuda de una cámara de video de alta

definición Samsung HMX-F800 y de igual manera se realizó una grabación de las vocalizaciones con la grabadora Marantz PMD660 y el micrófono direccional Sennheiser ME66 03285.

Análisis estadístico

Para eliminar la varianza producida por las diferentes unidades de medición empleadas para cada variable, empleamos un Análisis de Componentes Principales para reducir las cuatro variables de respuesta de la hembra, obteniendo un componente principal que explicó el 74.9% de la variación total de los datos con un eigenvalor de 2.98. Aplicamos una prueba de Kolmogorov-Smirnov para comprobar la normalidad de los datos, encontrando un resultado significativo ($P=0.007$), por lo que se aplicaron pruebas no paramétricas. Para detectar diferencias entre las pruebas de playback, aplicamos una ANOVA de Friedman no paramétrica para medidas repetidas sobre el componente principal resultante, con análisis post-hoc de Dunn (Zar 1999). Adicionalmente, aplicamos análisis pareados de Wilcoxon para comparar la respuesta de la hembra ante cada uno de las pruebas de playback contra su respuesta en el encuentro real con el macho. Aplicamos el ajuste de Bonferroni para un valor de $P = 0.0125$ para las 4 comparaciones.

RESULTADOS

Las variables de respuesta de la hembra que tuvieron mayor peso en el Componente Principal 1 fueron el Índice de Actividad de la hembra (0.936), seguido por la latencia en salir volando de la cavidad (-0.855), el número total de vocalizaciones emitidas por la hembra (0.847) y, por último, la latencia a cualquier respuesta de la hembra tuvo un peso de (-0.819). Al realizar el ANOVA de Friedman sobre el componente principal 1 encontramos diferencias significativas en tres las

pruebas de playback ($Z_3 = 9.5$, $P = 0.023$). El análisis posthoc de Dunn mostró que la respuesta de las hembras ante la prueba de playback del llamado de anidación natural del macho difirió significativamente de las pruebas con modificación de la sintaxis ($q = -2.3$, $P = 0.02$) y la fonología ($q = -1.96$, $P = 0.05$). Al realizar las comparaciones pareadas de cada prueba de playback contra el encuentro real encontramos diferencia significativa en respuesta de las hembras a la modificación experimental de la sintaxis ($Z_4 = -3.0$, $P = 0.007$), a la fonología ($Z_4 = -2.6$, $P = 0.019$), y a la composición de notas ($Z_4 = -2.3$, $P = 0.044$), pero la respuesta al playback del llamado natural no difirió del encuentro real ($Z_4 = -0.88$, $P = 0.43$). Al graficar los promedios del Componente Principal 1 de la respuesta de la hembra ante las pruebas y al evento real, observamos que las hembras respondieron con mayor intensidad a la prueba natural y a la respuesta real, con poca o nula respuesta ante modificaciones del llamado del macho (Figura 1).

Finalmente, al observar los datos descriptivos para cada variable encontramos una menor latencia de respuesta y latencia a volar del nido por parte de las hembras para el playback del llamado natural y el encuentro real, con una mayor cantidad de vocalizaciones e Índice de Actividad de las hembras (Tabla 2). En cambio, para las pruebas con sintaxis rota, no hubo ninguna respuesta por parte de las hembras (Tabla 2). De igual forma, para las pruebas con modificación de composición de notas y de fonología hubo una muy baja respuesta por las hembras, llegando en algunos casos a asomarse a la entrada de la cavidad, pero sin vocalizar ni volar del nido (Tabla 2).

Figura 1. Valor promedio (\pm ES) del Componente Principal 1 de la respuesta de la hembra del loro corona lila para cada prueba de playback del llamado del macho y en el encuentro real con el macho.

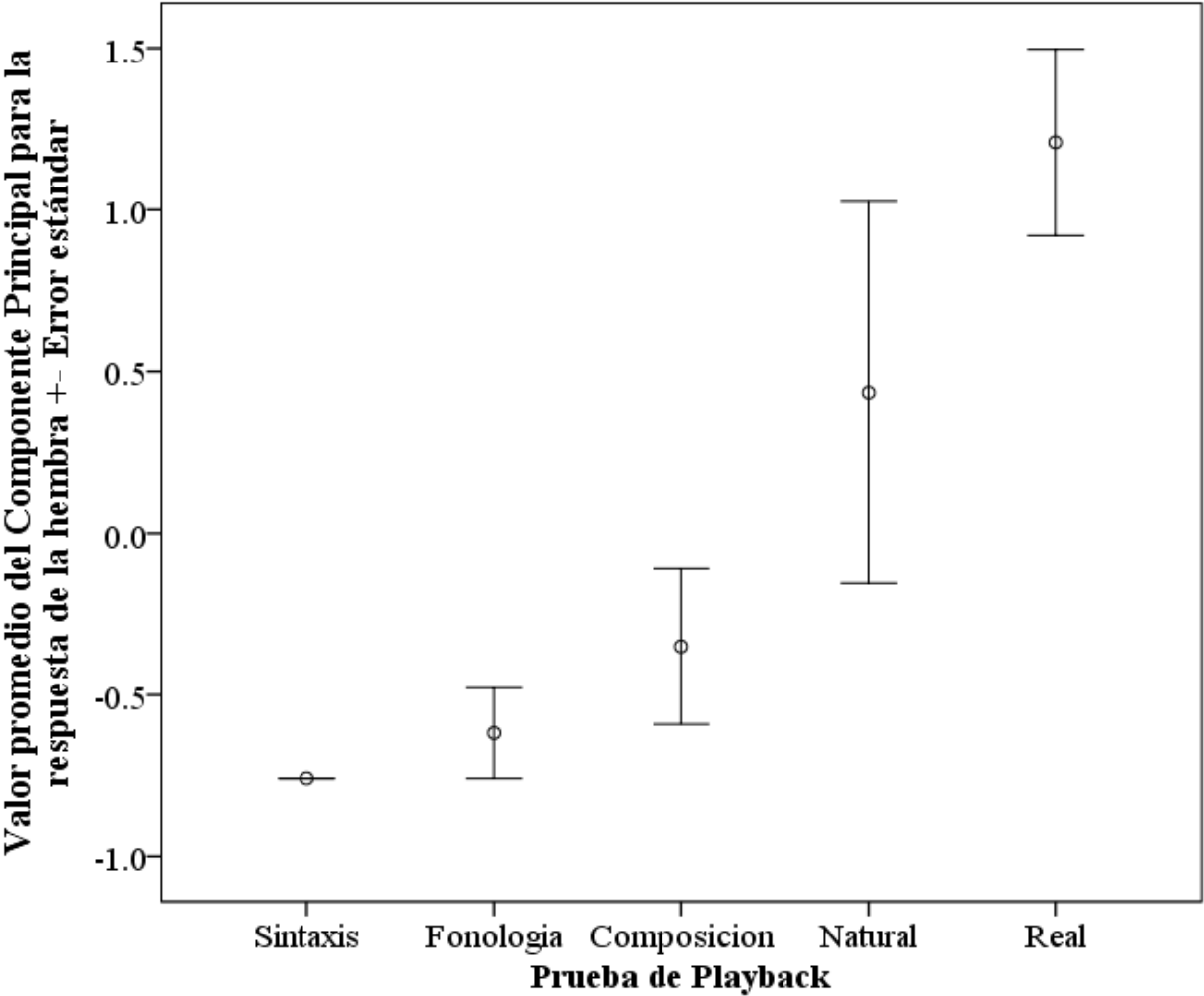


Tabla 2. Promedio (\pm DS) de las 4 variables de respuesta registradas para 6 hembras del loro corona lila en experimentos de playback del llamado del macho y en el encuentro real.

Variable de respuesta	Sintaxis	Fonología	Composición	Natural	Real
Latencia de respuesta	120 \pm 0	96.4 \pm 52.8	82.5 \pm 58.1	24 \pm 47.1	33.6 \pm 44.3
Latencia en volar del nido	120 \pm 0	120 \pm 0	120 \pm 0	75.6 \pm 49.6	82.2 \pm 37.9
Número de vocalizaciones	0	0	0	8.5 \pm 13.9	12 \pm 4.3
Índice de Actividad	0	0.6 \pm 0	0.66 \pm 1.2	3.33 \pm 1.9	5 \pm 0

DISCUSIÓN

Las hembras de loro corona lila respondieron con mayor intensidad ante estímulos de playback del llamado natural del macho, similar a su respuesta al encuentro real con el macho, y diferenciándose significativamente de los llamados modificando la sintaxis, fonología y la composición de notas. Esto es contrario a lo reportado en sintaxis para el loro nunca amarilla, donde al realizar experimentos de playback del llamado de dueto con modificación a una sintaxis rota, no hubo diferencia en la respuesta territorial de la pareja (Dahlin y Wright 2012). Sin embargo, los dos tipos de llamados, de dueto y de anidación, podrán tener distintas funciones. En particular, el llamado de anidación del macho se emplea para coordinar las actividades de anidación al estimular a la hembra para que salga del nido a ser alimentada. En cambio, el llamado de dueto es empleado principalmente para denotar territorialidad, y fortalecer los lazos con la pareja. Por lo cual, el contexto en que se desarrollan los llamados podría influir sobre la importancia del mensaje. Por lo tanto, proponemos tres posibilidades para explicar la respuesta de mayor intensidad a estímulos no modificados por parte de las hembras.

Primero, la teoría de la selección de la señal y la decisión óptima indica que los organismos cambian sus reglas de decisión basados en el contexto conductual en el que se desarrollan las señales (Bradbury y Vehrencamp 2011). En este sentido, los animales que emplean señales acústicas para elegir pareja deben ser selectivos porque puede ser costoso seleccionar una pareja de baja calidad o un miembro de otra especie, por lo que los organismos sólo seleccionarán organismos con las características acústicas correctas. Contrario a esto, los organismos que defienden territorio (generalmente machos) tendrían un mayor costo si subestiman una señal acústica modificada, por lo que es mejor responder

de igual o mayor intensidad ante un individuo, aunque las características acústicas sean diferentes (Nowicki et al. 2001). En este sentido, los posibles costos de una mala identificación del macho por parte de la hembra la pondrían en riesgo potencial de ser depredada o de perder la cavidad ante conespecíficos, afectándola no sólo a ella, sino también a las crías (Waltman y Beissinger 1992, Beissinger et al. 1998, Renton 2004). Por lo tanto, las hembras deben de ser selectivas al momento de responder al llamado de anidación de un macho y sólo responder al llamado de anidación de su macho.

Segundo, el objeto auditivo definido por Gentner (2008) establece que un grupo de eventos acústicos pueden ser percibidos como un todo y que lleva en esta información conductual relevante, por lo que al modificarse alguna característica éste pierde el mensaje o la información original. En la Alondra común (*Alauda arvensis*), la modificación de un objeto auditivo (modificando las intaxis o composición de notas) cambia o suprime la información contenida (Briefer et al. 2013). Además, Dahlin y Wright (2009) indican que las características de señales que son más integrales para la función de comunicación serían menos variables, a lo cual llaman hipótesis de la función crítica. En el caso del loro corona lila, las tres características que analizamos resultan indispensables para la comunicación, debido a la importancia del mensaje, un mensaje complejo que las hembras deben de responder sólo cuando el emisor es la pareja, en caso contrario ponen en peligro la nidada, por lo que estas características deberían de tener una selección estabilizadora fuerte (Boyd y Richerson 1985).

Tercero y, por último, un cambio en las intaxis, la composición de notas o la fonología podría indicar una modificación de la identidad. El loro corona lila emplea principalmente 3 tipos de notas para el llamado de anidación, complementando los

llamados con 40 tipos de notas que se distribuyen de manera heterogénea entre los repertorios de los machos (Capítulo 2). Esto indicaría que la composición de notas y la sintaxis tienen un papel fundamental en indicar la identidad del emisor, como ha sido comprobado para la fonología (Montes-Medina 2012). Por lo tanto, al modificar la sintaxis, fonología o composición de notas del llamado de anidación se podría modificar la identidad del macho o la información del mensaje original, haciéndolo irreconocible para la hembra. La sintaxis juega un papel en la identificación de individuos para la Alondra Común donde los individuos responden a una modificación de la sintaxis, convirtiendo a un individuo familiar en uno desconocido (Briefer et al. 2013). Por lo tanto, la comunicación entre el macho y la hembra del loro corona lila sería funcional, debido a que cualquier cambio en las características acústicas afectaría el mensaje final, con altos costos para la pareja.

CONCLUSIÓN

La modificación de la composición de notas, la fonología o la sintaxis en el llamado de anidación del loro corona lila produjeron que las hembras tuviesen una reacción de menor intensidad en comparación con el estímulo sin modificar, similar a la modificación de alguno de estos factores en otras especies (Becker y Miller 1982, Mitani y Marler 1989, Holland et al. 2000, Nowicki et al. 2001, Clucas et al. 2004, Gentner 2008, Dahlin y Wright 2012). La supresión o disminución de respuesta por parte de las hembras demostró que están percibiendo el cambio como no natural o el mensaje irrelevante, indicando que la composición de notas, la sintaxis y la fonología tienen importancia en el mensaje. Por lo tanto, el llamado del macho a la hembra sería una señal estabilizada compleja que requiere de muchos componentes para ser reconocidos por la hembra, sirviendo como una llave para

evitar falsos positivos. Sin embargo, faltaría realizar un mayor número de pruebas con las parejas para mejorar el tamaño de muestra y obtener resultados más sólidos.

REFERENCIAS

- Arnold, K., y K. Zuberbühler. 2006. Language evolution: Semantic combinations in primate calls. *Nature* **441**:303-303.
- Baker, M. C., T. K. Bjerke, H. U. Lampe, y Y. O. Espmark. 1987. Sexual response of female yellowhammers to differences in regional song dialects and repertoire sizes. *Animal Behaviour* **35**:395-401.
- Balaban, E. 1988. Bird song syntax: learned intraspecific variation is meaningful. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **85**:3657-3660.
- Becker, P. H., y D. E. K. H. Miller. 1982. The Coding of Species-Specific Characteristics in Bird Sounds. Pages 213-252. *Acoustic communication in birds*. Academic Press, San Diego.
- 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.

- Blumstein, D. T., y K. B. Armitage. 1997. Does sociality drive the evolution of communicative complexity? A comparative test with Ground-dwelling Sciurid alarm calls. *The American Naturalist* **150**:179-200.
- Boyd, R., y P. J. Richerson. 1985. *Culture and the Evolutionary Process* (Univ of Chicago Press, Chicago).
- Bradbury, J. W., y S. L. Vehrencamp. 2011. *Principles of animal communication*. Sinauer, Sunderland, Mass.
- Bretagnolle, V. 1996. Acoustic communication in a group of nonpasserine birds, the petrels. Pages 160-178 in D. E. Kroodsma and E. H. Miller, editors. *Ecology and evolution of acoustic communication in birds*. Cornell University Press, Ithaca.
- Briefer, E., T. Aubin, K. Lehongre, y F. Rybak. 2008. How to identify dear enemies: the group signature in the complex song of the skylark *Alauda arvensis*. *Journal of Experimental Biology* **211**:317-326.
- Briefer, E. F., F. Rybak, y T. Aubin. 2013. Does true syntax or simple auditory object support the role of skylark song dialect? *Animal Behaviour* **86**:1131-1137.
- Catchpole, C. K. 1980. Sexual selection and the evolution of complex songs among European Warblers of the genus *Acrocephalus*. *Behaviour* **74**:149-165.
- Clarke, E., U. H. Reichard, y K. Zuberbühler. 2006. The Syntax and Meaning of Wild Gibbon Songs. *PLoS ONE* **1**:e73.
- Clucas, B. A., T. M. Freeberg, y J. R. Lucas. 2004. Chick-a-dee call syntax, social context, and season affect vocal responses of Carolina chickadees (*Poecile carolinensis*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* **57**:187-196.

- Charrier, I., y C. B. Sturdy. 2005. Call-based species recognition in black-capped chickadees. *Behavioural Processes* **70**:271-281.
- Dabelsteen, T., O. N. Larsen, y S. B. Pedersen. 1993. Habitat-induced degradation of sound signals: Quantifying the effects of communication sounds and bird location on blur ratio, excess attenuation, and signal-to-noise ratio in blackbird song. *The Journal of the Acoustical Society of America* **93**:2206-2220.
- Dahlin, C., y T. Wright. 2012. Does syntax contribute to the function of duets in a parrot, *Amazona auropalliata*? *Animal Cognition* **15**:647-656.
- 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.
- Doutrelant, C., A. Leitao, M. Giorgi, y M. Lambrechts. 1999. Geographical variation in Blue Tit song, the result of an adjustment to vegetation type? *Behaviour* **136**:481-493.
- Doutrelant, C., A. Leitao, K. Otter, y M. M. Lambrechts. 2000. Effect of blue tit song syntax on great tit territorial responsiveness an experimental test of the character shift hypothesis. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **48**:119-124.
- Freeberg, T. M., y J. R. Lucas. 2002. Receivers respond differently to chick-a-dee calls varying in note composition in Carolina chickadees, *Poecile carolinensis*. *Animal Behaviour* **63**:837-845.
- Freeberg, T. M., J. R. Lucas, y B. Clucas. 2003. Variation in chick-a-dee calls of a Carolina chickadee population, *Poecile carolinensis*: identity and redundancy within note types. *The Journal of the Acoustical Society of America* **113**:2127-2136.

- Gentner, T. Q. 2008. Temporal scales of auditory objects underlying birdsong vocal recognition. *The Journal of the Acoustical Society of America* **124**:1350-1359.
- Hailman, J. P., y M. S. Ficken. 1986. Combinatorial animal communication with computable syntax: Chick-a-dee calling qualifies as "Language" by structural linguistics. *Animal Behaviour* **34**:1899-1901.
- Hailman, J. P., y C. K. Griswold. 1996. Syntax of Black-capped Chickadee (*Parus atricapillus*) gargles sorts many types into few groups: implications for geographic variation, dialect drift, and vocal learning. *Bird Behavior* **11**:39-57.
- Harcus, J. L. 1977. The Functions of Vocal Duetting in some African Birds. *Zeitschrift für Tierpsychologie* **43**:23-45.
- Holland, J., T. Dabelsteen, y A. L. p. Paris. 2000. Coding in the song of the wren: importance of rhythmicity, syntax and element structure. *Animal Behaviour* **60**:463-470.
- Holland, J., T. Dabelsteen, S. B. Pedersen, y O. N. s. Larsen. 1998. Degradation of wren *Troglodytes troglodytes* song: Implications for information transfer and ranging. *The Journal of the Acoustical Society of America* **103**:2154-2166.
- Kroodsma, D. E. 1977. Correlates of song organization among North American Wrens. *The American Naturalist* **111**:995-1008.
- Kroodsma, D. E. 1996. Ecology of passerine song development. Pages 3-19 *in* D. E. Kroodsma y E. H. Miller, editors. *Ecology and evolution of acoustic communication in birds*. Cornell University Press, Ithaca, New York.
- Larsen, O. N. y T. Dabelsteen. 1990. Directionality of Blackbird vocalization. Implications for vocal communication and its further study. *Ornis Scandinavica* **21**:37-45.

- Lemon, R. E., J. Struger, M. J. Lechowicz, y R. F. Norman. 1981. Song features and singing heights of American warblers: Maximization or optimization of distance? *The Journal of the Acoustical Society of America* **69**:1169-1176.
- Marler, P., y V. Sherman. 1985. Innate differences in singing behaviour of sparrows reared in isolation from adult conspecific song. *Animal Behaviour* **33**:57-71.
- Mathevon, N. 1998. Degraded temporal sound features as a function of distance and potential as cues for ranging in birds. *Bioacoustics* **9**:17-33.
- Mathevon, N., T. Aubin, y T. Dabelsteen. 1996. Song degradation during propagation: Importance of song post for the Wren *Troglodytes troglodytes*. *Ethology* **102**:397-412.
- Mitani, J. C., y P. Marler. 1989. A phonological analysis of male Gibbon singing behavior. *Behaviour* **109**:20-45.
- Montes-Medina, A. C. 2012. Caracterización y evaluación de la variación individual en las vocalizaciones del loro corona lila (*Amazona finschi*) en Jalisco, México. Universidad Nacional Autónoma de México, México DF.
- Montes-Medina, A. C., A. Salinas-Melgoza, and K. Renton. 2016. Contextual flexibility in the vocal repertoire of an Amazon parrot. *Frontiers in Zoology* **13**:1-13.
- Naguib, M. 1996. Ranging by song in Carolina Wrens *Thryothorus ludovicianus*: Effects of environmental acoustics and strength of song degradation. *Behaviour* **133**:541-559.
- Nowicki, S., D. Hasselquist, S. Bensch, y S. Peters. 2000. Nestling growth and song repertoire size in great reed warblers: evidence for song learning as an indicator mechanism in mate choice. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* **267**:2419-2424.

- Nowicki, S., W. A. Searcy, M. Hughes, y J. Podos. 2001. The evolution of bird song: male and female response to song innovation in swamp sparrows. *Animal Behaviour* **62**:1189-1195.
- Okanoya, K., S. Tsumaki, y E. Honda. 2000. Perception of temporal properties in self-generated songs by Bengalese finches (*Lonchura striata var. domestica*). *Journal of Comparative Psychology* **114**:239-245.
- Ouattara, K., A. Lemasson, y K. Zuberbühler. 2009. Campbell's monkeys concatenate vocalizations into context-specific call sequences. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **106**:22026-22031.
- Plamondon, S. L., G. J. Rose, y F. Goller. 2010. Roles of syntax information in directing song development in white-crowned sparrows (*Zonotrichia leucophrys*). *Journal of Comparative Psychology* **124**:117-132.
- Renton, K. 2004. Agonistic interactions of nesting and nonbreeding macaws. *The Condor* **106**:354-362.
- Renton, K., y A. Salinas-Melgoza. 1999. Nesting behaviour of the Lilac-crowned parrot. *Wilson Bulletin* **111**:488-493.
- 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.
- Searcy, W. A., y E. A. Brenowitz. 1988. Sexual differences in species recognition of avian song. *Nature* **332**:152-154.
- Shiovitz, K. A., y W. L. Thompson. 1970. Geographic variation in song composition of the indigo bunting, *Passerina cyanea*. *Animal Behaviour* **18, Part 1**:151-158.

- Smith, W. J. 1988. Patterned daytime singing of the eastern wood-pewee, *Contopus virens*. *Animal Behaviour* **36**:1111-1123.
- Smith, W. J. 1991. Singing is based on two markedly different kinds of signaling. *Journal of Theoretical Biology* **152**:241-253.
- Smith, W. J. 1994. Animal Duets: Forcing a Mate to be Attentive. *Journal of Theoretical Biology* **166**:221-223.
- Soha, J. A., y P. Marler. 2000. A species-specific acoustic cue for selective song learning in the white-crowned sparrow. *Animal Behaviour* **60**:297-306.
- Suzuki, T. N. 2014. Communication about predator type by a bird using discrete, graded and combinatorial variation in alarm calls. *Anim Behav* **87**.
- Suzuki, T. N., D. Wheatcroft, y M. Griesser. 2016. Experimental evidence for compositional syntax in bird calls. *Nat Commun.* **7**.
- Templeton, C. N., E. Greene, y K. Davis. 2005. Allometry of alarm calls: Black-capped Chickadees encode information about predator size. *Science* **308**:1934-1937.
- Thompson, A. D., y M. C. Baker. 1993. Song Dialect Recognition by Male White-Crowned Sparrows: Effects of Manipulated Song Components. *The Condor* **95**:414-421.
- Thomsen, H. M., T. J. S. Balsby, y T. Dabelsteen. 2013. Individual variation in the contact calls of the monomorphic Peach-fronted Conure, *Aratinga aurea*, and its potential role in communication. *Bioacoustics* **22**:215-227.
- Thorpe, W. H., y M. E. W. North. 1965. Origin and significance of the power of vocal imitation: with special reference to the antiphonal singing of birds. *Nature* **208**:219-222.

Waltman, J. R., y S. R. Beissinger. 1992. Breeding behavior of the Green-rumped Parrotlet.

The Wilson Bulletin **104**:65-84.

Yule, G. 1996. The study of the language. Cambridge University Press, Cambridge.

Zar, J. H. 1999. Biostatistical Analysis. 4th Ed., Prentice Hall Inc., Upper Saddle River, NJ.

Zuberbühler, K. 2002. A syntactic rule in forest monkey communication. Animal

Behaviour **63**:293-299.

**CAPÍTULO 4. NEITHER FRIENDS NOR FOES: WHY LI LAC-CROWNED
PARROTS DON'T LOVE THEIR NEIGHBORS**

ADOLFO CHRISTIAN MONTES-MEDINA¹

KATHERINE RENTON²

¹Posgrado en Ciencias Biológicas, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México

²Estación de Biología Chamela, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Apdo. Postal 21, San Patricio, Jalisco 48980, México

RESUMEN

La hipótesis del “querido enemigo” propone que las aves territoriales deben de exhibir mayor agresión hacia extraños no familiares que a vecinos con territorios establecidos. Los psitácidos son aves altamente agonísticas contra conespecíficos alrededor del nido, sin embargo, se desconoce si la conducta agonística varía con la identidad del intruso. Se realizaron experimentos de playback a 12 parejas reproductivas del loro corona lila (*Amazona finschi*), para comprobar si existe discriminación vocal de vecinos y extraños. Cada pareja reproductiva fue sometida a pruebas de playback con vocalizaciones agonísticas de parejas vecinas (nidos a 1.09 km) y distantes (nidos a 10.66 km), además de vocalizaciones de un carpintero (*Melanerpes chrysogenys*) como control. Registramos 6 variables de respuesta conductual y después de reducir las variables con un análisis de componentes principales, se obtuvieron dos componentes principales que explicaba el 74.6% de la variación total de los datos. Las parejas reproductivas mostraron una respuesta agonística significativamente mayor contra ambos vecinos y extraños conespecíficos, comparados con el control. Sin embargo, la respuesta agonística no difirió entre vecinos y extraños. Esta falta de discriminación vocal de vecinos y extraños por parte de los loros podría sugerir que las parejas consideran a cualquier pareja conespecífica como potencial competidora para el sitio de anidación, como amenaza para las crías, o que podrían atraer depredadores al nido.

ABSTRACT

The Dear Enemy Hypothesis states that territorial birds should exhibit greater aggression towards unfamiliar strangers than conspecific neighbors within established territories. Psittacines are highly agonistic to conspecifics around the nest; however, it is not known whether agonistic behavior varies with identity of the intruder. We applied playback experiments to test whether neighbor-stranger vocal discrimination exists for 12 reproductive pairs of the Lilac-crowned Amazon (*Amazona finschi*) in Mexico. Each nesting pair was presented with playbacks of agonistic vocalizations by a neighboring (nests at 1.09 km) and distant (nests at 10.66 km) nesting pair, and a control (Golden-cheeked Woodpecker). We measured 6 behavioral response variables, which conformed to two Principal Components for statistical analysis that explained 74.6% of the variation. Nesting pairs exhibited a significantly higher agonistic response to both conspecific neighbors and strangers compared to the control. However, agonistic response did not differ between neighbors and strangers. This lack of neighbor-stranger vocal discrimination by parrots suggests that parent birds may consider any conspecific pair as a potential competitor, or threat to the nestlings, that could attract predators to the nest.

INTRODUCCIÓN

El reconocimiento vocal en aves puede permitir a los individuos discriminar de manera efectiva entre individuos que compiten por un recurso y los que no son una amenaza, aspecto importante principalmente en especies territoriales (Phillmore et al. 2002, Lovell y Lein 2004). Dado que la defensa de éstos recursos puede traer costos, la hipótesis o fenómeno del querido enemigo (Fisher 1954) especifica que las agresiones territoriales hacia un extraño desconocido serán mayores que lo mostrado hacia un vecino conspecífico, debido a que un extraño implicaría mayores riesgos y posibles costos al desconocer su estatus territorial, mientras que los vecinos que tengan un territorio será menos probable que intenten usurpar otro (Brunton et al. 2008). Este fenómeno puede llegar a ser dinámico a través del tiempo dependiendo de la importancia, características o demanda del recurso. Briefer et al. (2008) reportan que durante el periodo reproductivo de la alondra común (*Alauda arvensis*), el fenómeno de mayor agresión hacia extraños sólo ocurre a mediados de la temporada cuando los territorios son estables, ausentándose al principio y al final de la temporada, cuando los territorios son aún flexibles o existe una densidad poblacional alta.

El fenómeno del querido enemigo ha sido reportado para una gran diversidad de animales (Temeles 1994). En aves, los estudios se han realizado principalmente por medio de experimentos de playback (Temeles 1994), encontrando que el querido enemigo no es un fenómeno universal. Por ejemplo, en Northern Harriers (*Circus cyaneus*) se reportó que los dueños de territorio responden con mayor intensidad a vecinos que a machos y hembras flotantes (Temeles 1990), mientras que White (1971) reportó en los Gannets (*Sula bassana*) que los adultos reconocen a su pareja, pero que responden con igual intensidad a los llamados de vecinos y de otros miembros de la colonia.

Los Psittaciformes (parrots) tienen la capacidad de reconocerse individualmente entre parejas y miembros de grupo (Rowley 1980, Wanker et al. 1998, Salinas-Melgoza y Wright 2012, Balsby and Adams 2011, Berg et al. 2011, Dahlin y Wright 2009). Aunque representan un grupo de aves que no mantienen territorios de forrajeo, los psittácidos demuestran defensa territorial reproductiva de un área que ofrece recursos de cavidades que pueden ser potenciales sitios de anidación (Salinas-Melgoza et al. 2009).

La defensa territorial se observa principalmente durante la época reproductiva, con comportamiento agonístico y despliegues territoriales al rededor del sitio de anidación (Skeate 1984, Waltman y Beissinger 1992, Renton 2004), lo cual limita el tiempo que otros individuos pueden pasar en el sitio (Renton 2004). Esta defensa territorial del sitio de anidación podría ocurrir debido a que otras parejas con específicas podrían usurpar la cavidad nido, resultando en la pérdida de la nidada (Renton 2004). También podría haber riesgos de depredación ya que los llamados pueden ser empleados por los depredadores como pista para localizar a sus presas (Mougeot y Bretagnolle 2000, Hale 2004, Haff y Magrath 2011).

En el loro corona lila (*Amazona finschi*), durante la anidación ambos padres cuidan y alimentan a las crías cuando éstas eclosionan, presentando comportamiento territorial alrededor del sitio de anidación (Renton y Salinas-Melgoza 1999). Además, tanto machos en el llamado de anidación como hembras en su respuesta a éste, presentan variación vocal individual (Montes-Medina 2012). Sin embargo, se desconoce si los loros discriminan en su defensa territorial del nido entre conespecíficos vecinos y extraños, y si los extraños de estatus desconocido reciben más agresiones comparados con vecinos conocidos que ya tengan su nido, como predice el fenómeno del querido enemigo.

Por lo tanto, en el presente estudio se comprobó por medio de experimentos de playback si parejas del loro corona lila que se encuentran anidando pueden discriminar entre vecinos y extraños y si esta discriminación sigue las reglas del fenómeno del querido enemigo. Debido a que el loro corona lila presenta territorialidad alrededor del nido y que presenta variación individual en sus vocalizaciones, predecimos que éstos son capaces de discriminar y que esta discriminación se asemeja al fenómeno del querido enemigo, debido a que una correcta discriminación y una respuesta territorial diferencial permitirían a la pareja con territorio reducir el riesgo de atracción de otras parejas competidoras o depredadores al sitio de anidación.

HIPÓTESIS

El loro corona lila presentará discriminación de vecinos y extraños en forma del fenómeno del querido enemigo para reducir riesgos para la nidada.

OBJETIVO

Determinar, por medio de experimentos de playback, si existe respuesta diferencial a parejas vecinas y extrañas por parte de los progenitores y si esta respuesta se asemeja al fenómeno del “querido enemigo”.

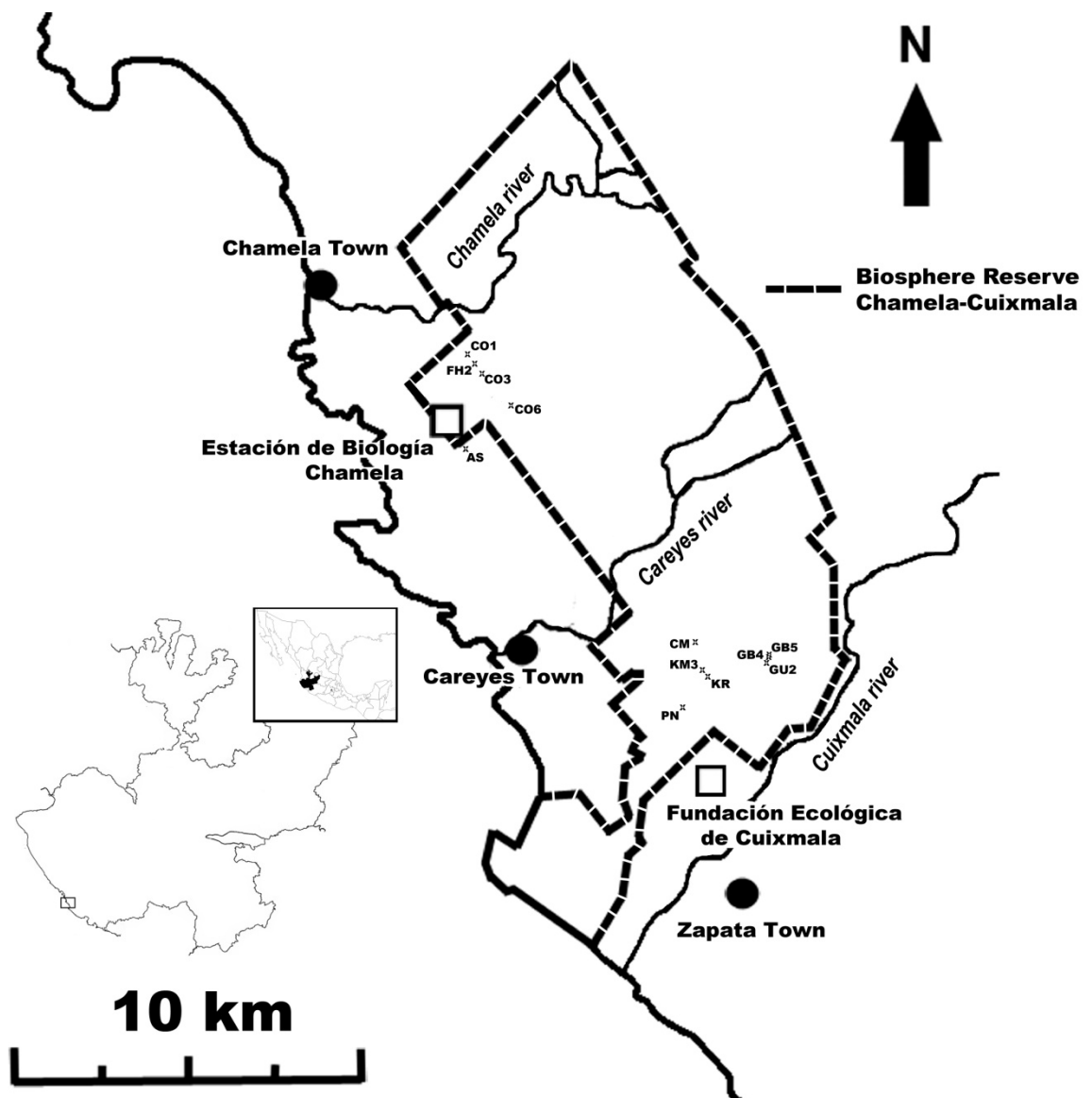
MÉTODO

Obtención y preparación de grabaciones

Se realizó el estudio en la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala (19°22'N 104°56'W to 19°35'N 105°03'W) en la costa de Jalisco, México (Figura 1). El sitio de estudio

presenta una vegetación característica de bosques eco tropical, con una marcada estacionalidad con la temporada de lluvias concentrándose entre los meses de Julio-Octubre y la temporada de secas pudiendo durar hasta 8 meses (Bullock 1986).

Figura 1. Ubicación de nidos del loro corona lila empleados para los experimentos de playback en la Reserva de la Biosfera de Chamela-Cuixmala. Cada punto representa un nido con código de referencia de la pareja.



Se grabaron las vocalizaciones de las parejas reproductoras de loro corona lila (*Amazona finschi*) en 10 nidos dentro de la reserva (Figura 1). Se realizaron las grabaciones durante los meses de Abril y Mayo de 2013 y 2014, cuando las crías tenían aproximadamente tres semanas de edad y las hembras ya no permanecían dentro de la cavidad incubando las crías (Renton y Salinas-Melgoza 1999). Los loros presentan una alta sincronía en el inicio de la anidación, por lo cual durante este periodo todas las parejas reproductivas se encuentran en la etapa de crianza de los pollos (Renton y Salinas-Melgoza 1999). Por lo tanto, identificamos a la pareja focal cuando ésta regresaba a la cavidad a alimentar a las crías, y para evitar errores de identificación, esperamos a que uno o ambos padres entrará a la cavidad para alimentarlas, escuchando las vocalizaciones de solicitud o sonidos de alimentación de las crías (Montes-Medina et al. 2016).

Para obtener las grabaciones agonísticas de la pareja focal, cuando la pareja focal se encontraba en el nido, se reproducía una grabación agonística del loro corona lila registrada anteriormente de manera natural (sin playback), grabando la respuesta agonística de la pareja focal. Las vocalizaciones emitidas por el loro corona lila durante en cuentros agonísticos presentan características similares a los llamados de amenaza (threat call) o agonísticas de otras especies de psitácido (Fernández-Juricic et al. 1998), con una alta diversidad de notas y frecuencia de emisión (Montes-Medina et al. 2016). La actividad territorial en el loro corona lila generalmente presenta un escalamiento de intensidad, iniciando con vocalizaciones y pudiendo llegar hasta despliegues visuales como cola en abanico o ataques directos (Montes-Medina et al. 2016). El loro corona lila no presenta dimorfismo sexual, por lo que no fue posible conocer el sexo de los individuos.

Las grabaciones acústicas fueron realizadas empleando una grabadora portátil Marantz PMD 660 y un micrófono direccional largo Sennheiser ME66 03285 con soporte de pistola anti-vibración. Para obtener una correcta resolución de las grabaciones, las grabaciones fueron guardadas en formato 16bit.wav, en tarjetas de memoria Compact Flash, con una tasa de muestreo de 44.1 kHz. Posteriormente, las grabaciones se visualizaron y modificaron a partir de espectrogramas en Raven 1.4 (Cornell Laboratory of Ornithology, Nueva York), se eliminó todo el fondo acústico y las vocalizaciones de la pareja agresora (del playback reproducido), dejando sólo las vocalizaciones agonísticas-territoriales de la pareja focal.

Experimentos de playback

Durante los meses de abril y mayo se realizaron experimentos de playback a 5 parejas en 2013 y 7 parejas adicionales en 2014, durante las mañanas (8:30-10:00) y las tardes (16:00-18:00 hrs). Las pruebas sólo iniciaron después de comprobar que al menos un individuo de la pareja entraba a la cavidad a alimentar a sus crías, asegurándonos así de trabajar con la pareja focal. La pareja se sometió a tres diferentes pruebas (una prueba por día) con un día de descanso entre cada prueba, para 5 días totales. Todas las pistas de prueba fueron emitidas de manera arbitraria, modificando el orden de presentación en cada día. Se realizaron pistas de audio utilizando el programa Audacity 1.3.12 Beta (<http://audacity.sourceforge.net/>).

Los estímulos tuvieron una duración total de 120 segundos de vocalizaciones agonísticas ya sea de un individuo vecino, un individuo extraño o un control y 300 segundos de silencio. Para la prueba de vecino, se emplearon las grabaciones de parejas anidando a una

distancia promedio de 1.1 ± 1.06 km del nido focal. Para la prueba del extraño, se emplearon las vocalizaciones agonísticas de parejas que anidaban al otro lado de la reserva (Figura 1), con una distancia promedio de 10.7 ± 1.15 km del nido de la pareja focal. Para el control se emplearon las vocalizaciones territoriales del carpintero (*Melanerpes chrysogenys*) que habita en la misma área que el loro corona lila y también anida en cavidades.

Los experimentos fueron realizados utilizando una bocina MIPRO MA-202 (MIPRO Electronics) a 15-30 metros de distancia del árbol focal colocada un día antes (evitando perturbar a la pareja), en el dosel a proximadamente a la misma altura de la cavidad (10 metros o más) y en dirección a la cavidad, por lo que las reproducciones fueron dirigidas a la entrada de la cavidad, lugar donde la pareja llega a alimentar a las crías. El volumen de las pruebas en la bocina fue establecido auralmente, imitando en lo más posible las condiciones naturales. Finalmente, aunque las diferentes pruebas de playback fueron aplicadas en orden aleatorio a cada pareja focal, se analizó si existía un efecto en el orden de presentación de las pruebas de playback debido a que el orden de emisión podría influir en la habituación, familiaridad o aumento de agresión que tienen los individuos focales (Ydenberg et al. 1988).

Para cada prueba, se registró la hora del día en que se realizaron los experimentos (mañana o tarde) y 6 variables que reflejan la intensidad de respuesta agonística de la pareja: i) número de vocalizaciones realizadas; ii) número de vuelos; iii) número de despliegues visuales en forma de cola en abanico (*tail fan*); iv) número de individuos que responden (sólo un individuo o ambos); v) latencia de respuesta calculada como tiempo total - tiempo que tardan en responder los progenitores ($420 \text{ s} - X \text{ s}$); y vi) duración total de

la respuesta (s). Además, se grabaron las respuestas vocales con una grabadora portátil Marantz PMD 670 y un micrófono Sennheiser ME66 03285, las cuales fueron visualizadas espectrográficamente con el software Raven 1.4 (Cornell Laboratory of Ornithology, Nueva York) para facilitar la diferenciación de individuos vocalmente. Asimismo, se videograbaron las respuestas de la pareja focal al playback por medio de una cámara de video Samsung HMX-F800 (Samsung Inc.).

Análisis estadísticos

Las 6 variables cuantitativas y temporales de respuesta de la pareja focal al playback fueron reducidas en uno o más componentes principales empleando un Análisis de Componentes Principales con rotación de componentes utilizando el método de Varimax y eligiendo los componentes con valores propios > 1 , las cuales fueron utilizadas para el análisis estadístico. Para corroborar que los datos se distribuían de manera normal se empleó una prueba de Kolmogorov-Smirnov. A partir de la distribución de los componentes principales resultantes, se empleó una ANOVA de medidas repetidas o una ANOVA de Friedman para comprobar si existían diferencias entre el orden de presentación de las pruebas de playback. La ANOVA de medidas repetidas se realizó con el programa R versión 3.0.1 (R development core team 2013) con el paquete “aov.tbys”, mientras que la ANOVA de Friedman se realizó con el paquete “Friedman.test”.

RESULTADOS

De las 6 variables de respuesta de las parejas focales al playback, se obtuvieron dos componentes principales con valores propios > 1 que explicaron el 76.5% de la variación

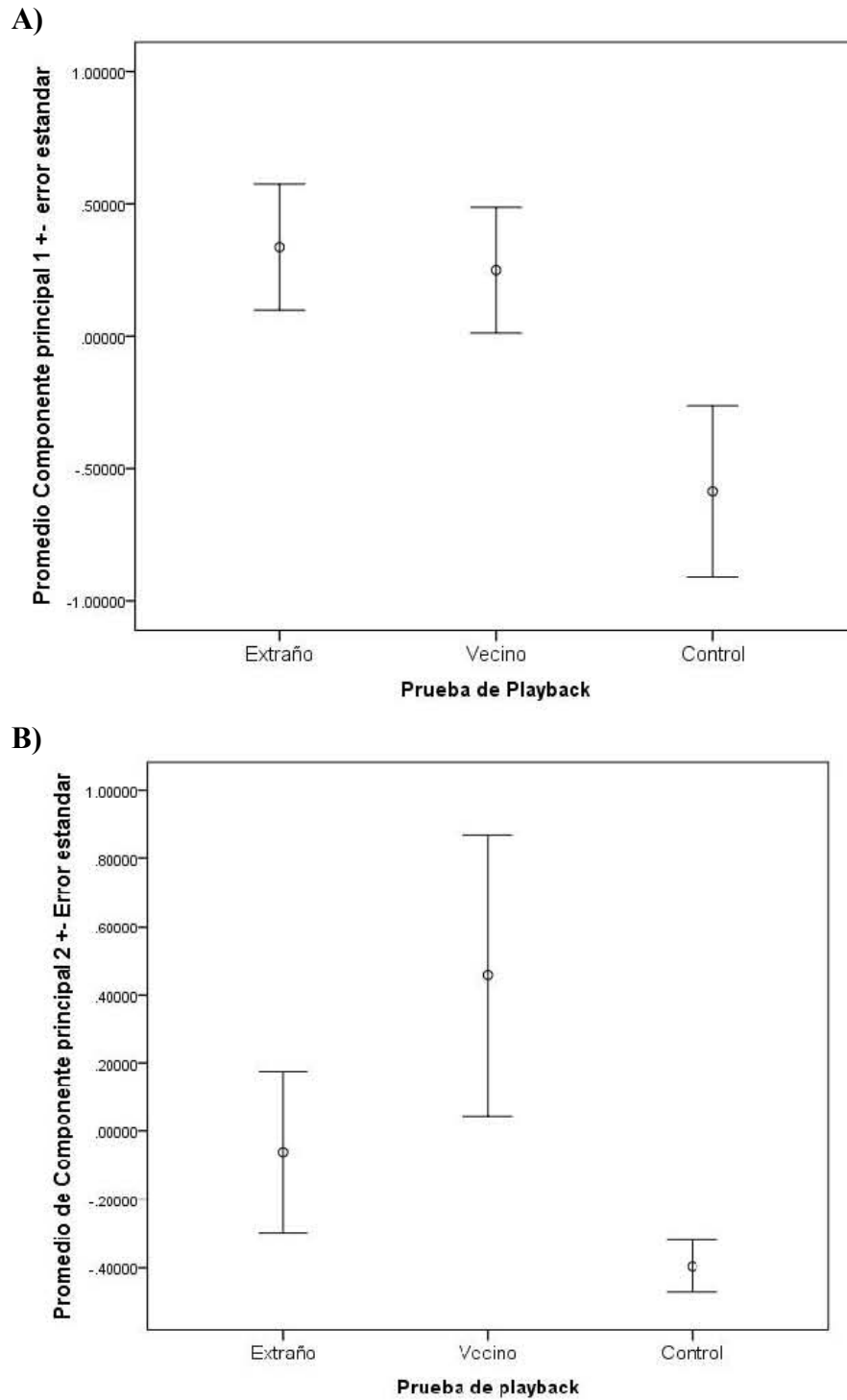
total de los datos. El Componente Principal 1 fue influenciado principalmente por respuestas vocales y la intensidad de respuesta (número de vocalizaciones, número de individuos que responden, latencia a responder y duración de respuesta; Tabla 1). El Componente Principal 2 estaba compuesto principalmente por variables de respuesta visuales, como número de vuelos y número de despliegues de cola en abanico (Tabla 1). El Componente Principal 1 presentó distribución normal, mientras que el Componente Principal 2 no presentó distribución normal (Kolmogorov-Smirnov $P < 0.05$).

Tabla 1. Matriz de componentes principales rotados para las 6 variables de respuesta de las parejas focales del loro coronado a los playback de intrusos. Se muestran los componentes principales con valores propios >1 . Texto en negritas indica las variables con mayor peso para cada componente ($r > 0.70$)

Variable	Componente 1	Componente 2
Valores propios iniciales	3.56	1.03
Variación explicada (%)	59.34	17.14
Tiempo de respuesta inicial (420s-Xs)	0.892	0.173
Número de individuos que responden	0.887	0.250
Tiempo total de respuesta	0.816	0.112
Número de vocalizaciones	0.702	0.431
Número de cola de abanico	0.083	0.905
Número de vuelos	0.360	0.776

El ANOVA de medidas repetidas con los valores del Componente Principal 1 determinó que existen diferencias significativas en respuesta al playback en tres tratamientos de extraño, vecino y control ($F_{2,10} = 6.1$, $P = 0.019$). El análisis posthoc demostró que la respuesta de la pareja focal al playback control variaba significativamente de la respuesta al playback del vecino ($q = -0.836$, $P = 0.012$) y del extraño ($q = -0.923$, $P = 0.006$). Sin embargo, no hubo diferencia significativa en la respuesta hacia vecinos y extraños ($q = -0.087$, $P = 0.942$). Para el Componente Principal 2, no existieron diferencias significativas en la respuesta de la pareja ante los tres playbacks (ANOVA de Friedman: $Z_2 = 1.2$, $P = 0.56$). Para ambos componentes, observamos una mayor intensidad de respuesta al playback para ambos los vecinos y extraños en comparación con el control (Figura 2A y B).

Figura 2. Valor promedio (\pm ES) de respuesta de las parejas focales del loro corona lila al playback de una pareja extraña, vecina y al control (*Melanerpes chrysogenys*) para A) Componente principal 1, B) Componente principal 2.



Al realizar un análisis específico para cada variable, encontramos en general una mayor intensidad de respuesta hacia los individuos vecinos, con mayor número de vocalizaciones, de vuelos, de cola de abanico, menor latencia a responder, y mayor duración de respuesta, seguido por los extraños (Tabla 2). Finalmente, no existió diferencia significativa para el orden de presentación de las pruebas de playback (PC1: ANOVA de medidas repetidas: $F_{2,12} = 0.45$, $P > 0.05$; PC2: ANOVA de Friedman: $Z_2 = 4.217$, $P > 0.05$).

Tabla 2. Promedio (\pm DS) de las 6 variables de respuesta de 12 parejas focales del loro corona lila a tres estímulos de playback.

Variable de respuesta	Vecino	Extraño	Control
Número de vocalizaciones	43.9 \pm 36.1	37.9 \pm 21.3	27.5 \pm 42.5
Número de vuelos	1.8 \pm 1.9	1.6 \pm 1.4	0.2 \pm 0.6
Número de cola de abanico	0.8 \pm 1.3	0.3 \pm 0.6	0
Número de individuos que responden	1.7 \pm 0.7	1.8 \pm 0.6	0.9 \pm 0.9
Latencia de respuesta inicial (s)	53.5 \pm 118.9	59.7 \pm 124.8	232.6 \pm 174.3
Duración de respuesta (s)	166.6 \pm 123.1	146.3 \pm 105.1	67.3 \pm 68.9

DISCUSIÓN

Las parejas reproductivas del loro corona lila que poseen una cavidad-nido pueden discriminar entre especies, respondiendo con una menor intensidad a intrusos no conespecíficos como el carpintero y respondiendo con mayor intensidad a conespecíficos

vecinos y extraños. Por lo tanto, el hecho de que los loros corona lila discriminen, pero no exista una respuesta diferencial ante vecinos y extraños no apoya el fenómeno del querido enemigo, contrario a lo que ocurre en diferentes especies animales (Temeles 1994, Mackin 2005). Esto podría deberse principalmente a tres factores: los costos ante vecinos y extraños son similares, hipótesis de oportunidad reproductiva limitada y a posibles diferencias en la respuesta agonística a través del periodo reproductivo.

Temeles (1994) indica que el fenómeno del querido enemigo ocurre debido a que los extraños representan mayores costos para los dueños de los territorios (generalmente la pérdida de territorio o de pareja), por lo que es mejor invertir más en la defensa contra ellos. Sin embargo, se ha observado en otras especies que la reacción agonística y la territorialidad contra otros individuos van a estar dados por el costo que representa cada amenaza, sin importar su estatus. Por ejemplo, Temeles (1989, 1990) encontró que el gavilán rastrero (*Circus cyaneus*) responde más a vecinos que a extraños debido a que los vecinos representan un costo mayor para el dueño del territorio, ya que roban territorio mientras que los extraños sólo roban comida. En psitácidos, los costos asociados a vecinos y extraños cercanos al sitio de anidación pueden llegar a ser altos, ya que se ha observado que parejas conspecíficas pueden impedir que los dueños del territorio alimenten a las crías (KR observación personal), pueden destruir los huevos (Waltman y Beissinger 1992, Beissinger et al. 1998), matar a las crías (Renton 2004) o finalmente podrían atraer a potenciales depredadores al sitio de anidación (Renton 2004).

La similitud en respuesta a vecinos y extraños también podría ser debida a las oportunidades limitadas para anidar (Beissinger 1996). En el caso del loro corona lila, las parejas pueden defender un área alrededor de l ni do que engloba varias cavidades

potenciales como sitios de anidación (Salinas-Melgoza et al. 2009). Además, una cavidad exitosa se convierte en un recurso importante ya que se ha registrado mayor probabilidad de reuso de la misma cavidad cuando tuvieron un evento reproductivo exitoso (Salinas-Melgoza et al. 2009). Por lo tanto, las cavidades que permiten una anidación exitosa representan un recurso limitado y valioso a defender ante cualquier pareja, que al perderlo tiene costos para futuros eventos reproductivos.

Finalmente, aún faltaría conocer si el periodo reproductivo en el que se realizó el estudio tiene un efecto significativo en la respuesta de vecinos y extraños del loro corona lila, como ocurre en otras especies de aves. Se ha observado que el fenómeno del querido enemigo puede ser flexible o plástico, más que un patrón fijo característico de las relaciones entre vecinos (Leiser 2003). Por ejemplo, Briefer et al. (2008) para el Skylark (*Alauda arvensis*) encontraron diferencias en la respuesta de los playbacks a lo largo del periodo reproductivo, donde a principio y a final de la temporada reproductiva no existieron diferencias en la respuesta a vecinos y extraños, pero sí justo a la mitad. En el loro corona lila desconocemos si existe variación en la discriminación de vecinos y extraños al principio y a la mitad del periodo reproductivo, periodos donde los loros presentan también agonismo territorial, por lo que podría existir una respuesta diferencial. Sin embargo, al principio de periodo reproductivo tanto machos y hembras buscan cavidad para anidar, por lo que ambos defienden su territorio de otros individuos, sin embargo, durante este momento los territorios aún no es tan completamente establecidos, por lo que sería complicado definir al dueño del territorio. Posteriormente una vez es establecido los territorios y hasta que los pollos eclosionan y pueden termoregular solos, la hembra permanece dentro de la cavidad y el macho sólo regresa para alimentarla dos veces al día,

siendo ambos muy sigilosos y poco llamativos vocalmente (Renton y Salinas-Melgoza 1999), respondiendo poco o nada ante otras parejas (Observación personal ACMM). Por lo tanto, las posibilidades de encontrar el fenómeno del querido enemigo son más factibles durante el periodo final del periodo reproductivo, donde machos y hembras se encuentran más activos vocalmente y defienden su territorio de otros individuos.

CONCLUSIÓN

Debido a que el loro corona lila presenta territorialidad y el reconocimiento de individuos en algunas de sus vocalizaciones, esperábamos encontrar discriminación y una respuesta diferencial de otras parejas con específicas. Sin embargo, no encontramos pruebas de que exista una discriminación de vecinos y extraños y por lo tanto, que esta discriminación siga el fenómeno del querido enemigo. Parece que los costos sobrepasan a los beneficios cuando no se es agresivo contra individuos vecinos, por lo que la pareja dueña de la cavidad-nido tendría que ser agresiva contra todos los individuos. Sin embargo, aún faltaría por conocer si los loros corona lila mantienen este nivel de agresión similar para vecinos y extraños durante todo el ciclo de anidación o podría variar como en el caso de otras especies de aves (Skylard, Briefer et al. 2008).

LITERATURA CITADA

Balsby, T. J., y Adams, D. M. (2011). Vocal similarity and familiarity determine response to potential flockmates in orange-fronted conures (Psittacidae). *Animal Behaviour*, 81(5), 983-991.

- Beissinger, S. R. C. 1996. On the Limited Breeding Opportunities Hypothesis for Avian Clutch Size. *The American Naturalist* 147:655-658.
- Beissinger, S. R., S. Tygielski, y B. Elder. 1998. Social constraints on the onset of incubation in a neotropical parrot: a nestbox addition experiment. *Animal Behaviour* 55:21-32.
- Beletsky, L. D. 1983. An investigation of individual recognition by voice in female red-winged blackbirds. *Animal Behaviour* 31:355-362.
- 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.
- Bloomfield, L. L., I. Charrier, y C. B. Sturdy. 2004. Note types and coding in parid vocalizations. II: The chick-a-dee call of the mountain chickadee (*Poecile sambeli*). *Can. J. Zool.* 82:780-793.
- Bloomfield, L. L., L. S. Phillmore, R. G. Weisman, y C. B. Sturdy. 2005. Note types and coding in parid vocalizations. III: The chick-a-dee call of the Carolina chickadee *Poecile carolinensis* *Can. J. Zool.* 83:820–833.
- Briefer, E. F., F. Rybak, y T. Aubin. 2008. Does true syntax or simple auditory object support the role of skylark song dialect? *Animal Behaviour* 86:1131-1137.
- Brindley, E. L. (1991). Response of European robins to playback of song: neighbour recognition and overlapping. *Animal Behaviour*, 41(3), 503-512.
- Brunton, D. H., B. Evans, T. Cope, y W. Ji. 2008. A test of the dear enemy hypothesis in female New Zealand bellbirds (*Anthornis melanura*): female neighbors as threats. *Behavioral Ecology* 19:791-798.

- Clucas, B. A., T. M. Freeberg, y J. R. Lucas. 2004. Chick-a-dee call syntax, social context, and season affect vocal responses of Carolina chickadees (*Poecile carolinensis*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 57:187-196.
- Charrier, I., Bloomfield, L. L., y Sturdy, C. B. 2004. Note types and coding in paired vocalizations. I: The chick-a-dee call of the black-capped chickadee *Poecile atricapillus*. *Can. J. Zool.* 82:769–779.
- Davis, M. 1987. Acoustically mediated neighbor recognition in the North American bullfrog, *Rana catesbeiana*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 21:185-190.
- De Moura, L. N., M. L. Da Silva, y J. Vielliard. 2011. Vocal repertoire of wild breeding Orange-winged Parrots *Amazona amazonica* in Amazonia. *Bioacoustics* 20: 331-339.
- Falls, J. B., y R. J. Brooks. 1975. Individual recognition by song in white-throated sparrows. II. Effects of location. *Canadian Journal of Zoology* 53:1412-1420.
- Fernández-Juricic, E., M. B. Martella, y E. V. Alvarez. 1998. Vocalizations of the Blue-fronted Amazon (*Amazona aestiva*) in the Chancaní Reserve, Córdoba, Argentina. *Wilson Bulletin* 110:352-361.
- Fisher, J. 1954. Evolution and bird sociality. Pages 71-83 in J. Huxley, A. C. Hardy, and E. B. Ford, editors. *Evolution as a process*. Allen & Unwin, London.
- Freeberg, T. M., y J. R. Lucas. 2002. Receivers respond differently to chick-a-dee calls varying in note composition in Carolina chickadees, *Poecile carolinensis*. *Animal Behaviour* 63:837-845.
- Haff, T. M., y R. D. Magrath. 2011. Calling at a cost: elevated nestling calling attracts predators to active nests. *Biology Letters* 7:493-495.

- Hale, A. M. 2004. Predation risk associated with group singing in a neotropical Wood-Quail. *The Wilson Bulletin* **116**:167-171.
- Leiser, J. K. 2003. When are neighbours "dear enemies" and when are they not? The responses of territorial male variegated pupfish, *Cyprinodon variegatus*, to neighbours, strangers and heterospecifics. *Animal Behaviour* **65**:453-462.
- Lovell, S. F., y M. R. Lein. 2004. Song variation in a population of Alder Flycatchers. *Journal of Field Ornithology* **75**:146-151.
- Mackin, W. 2005. Neighbor-stranger discrimination in Audubon's shearwater (*Puffinus l. lherminieri*) explained by a "real enemy" effect. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **59**:326-332.
- Mammen, D. L., y S. Nowicki. 1981. Individual differences and within-flock convergence in chickadee calls. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **9**:179-186.
- Martella, M. B., y E. H. Bucher. 1990. Vocalizations of the Monk Parakeet. *Bird behaviour* **8**:101-110.
- Molles, L. E., y Vehrencamp, S. L. (2001). Neighbour recognition by resident males in the banded wren, *Thryothorus pleurostictus*, a tropical songbird with high song type sharing. *Animal Behaviour*, *61*(1), 119-127.
- Montes-Medina, A. C. 2012. Caracterización y evaluación de la variación individual en las vocalizaciones del loro corona lila (*Amazona finschi*) en Jalisco, México. Tesis de Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México, México DF.
- Montes-Medina, A. C., A. Salinas-Melgoza, y K. Renton. 2016. Contextual flexibility in the vocal repertoire of an Amazon parrot. *Frontiers in Zoology* **13**:1-13.

- Mougeot, F., y V. Bretagnolle. 2000. Predation risk and moonlight avoidance in nocturnal seabirds. *Journal of Avian Biology* **31**:376-386.
- Nowicki, S. 1983. Flock-specific recognition of chickadee calls. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **12**:317-320.
- 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.
- Qualls, C. P., y R. G. Jaeger. 1991. Dear Enemy Recognition in *Anolis carolinensis*. *Journal of Herpetology* **25**:361-363.
- R Development Core Team. 2013. R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, <http://www.R-project.org>. Accessed 10 Mar 2016
- Renton, K. 2004. Agonistic interactions of nesting and nonbreeding macaws. *The Condor* **106**:354-362.
- Renton, K., y A. Salinas-Melgoza. 1999. Nesting behaviour of the Lilac-crowned parrot. *Wilson Bulletin* **111**:488-493.
- Rowley, I. 1980. Parent-Offspring Recognition in a Cockatoo, the Galah, *Cacatua roseicapilla*. *Australian Journal of Zoology* **28**:445-456.
- Salinas-Melgoza, A., V. Salinas-Melgoza, y K. Renton. 2009. Factors Influencing Nest Spacing of a Secondary Cavity-Nesting Parrot: Habitat Heterogeneity and Proximity of Conspecifics. *The Condor*. **111**:305-313.
- Skeate, S. T. 1984. Courtship and Reproductive Behaviour of Captive White-Fronted Amazon Parrots *Amazona albifrons*. *Bird Behavior* **5**:103-109.

- Smith, S. T. 1972. Communication and other social behavior in *Parus carolinensis*. Publ. Nuttall Ornithol. Club 11:1-125.
- 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.
- Stoddard, P., M. Beecher, C. Horning, y S. E. Campbell. 1991. Recognition of individual neighbors by song in the song sparrow, a species with song repertoires. Behavioral Ecology and Sociobiology 29:211-215.
- Temeles, E. J. 1989. The effect of prey consumption on territorial defense by harriers: differential responses to neighbors versus floaters. Behavioral Ecology and Sociobiology 24:239-243.
- Temeles, E. J. 1990. Northern harriers on feeding territories respond more aggressively to neighbors than to floaters. Behavioral Ecology and Sociobiology 26:57-63.
- Temeles, E. J. 1994. The role of neighbours in territorial systems: when are they 'dear enemies'? Animal Behaviour 47:339-350.
- 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.
- Waltman, J. R., y S. R. Beissinger. 1992. Breeding Behavior of the Green-Rumped Parrotlet. The Wilson Bulletin 104:65-84.
- White, S. J. 1971. Selective responsiveness by the gannet (*Sula bassana*) to played-back class. Animal Behaviour 19:125-131.

- Wiley, R. H., y M. S. Wiley. 1977. Re cognition of neighbors' due ts b y Stripe-Backed Wrens *Campylorhynchus nuchalis*. Behaviour 62:10-34.
- Wunderle, J. M., Jr. 1978. Differential Response of Territorial Yellowthroats to the Songs of Neighbors and Non-Neighbors. The Auk 95:389-395.
- Ydenberg, R. C., L. A. Giraldeau, y J. B. Falls. 1988. Neighbours, s trangers, and t he asymmetric war of attrition. Animal Behaviour 36:343-347.

CONCLUSIÓN GENERAL

La comunicación vocal en psitácidos, en especial en especies con anidación en cavidad, con interacciones sociales complejas y una distribución amplia, resulta vital para poder relacionarse eficientemente con otros individuos en diferentes hábitats. Obtuvimos en general, resultados que nos indican que el loro corona lila emplea un complejo sistema de comunicación, obteniendo conclusiones particulares para cada capítulo y generales para la población de la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala.

Para el primer capítulo, concluimos que el loro corona lila posee un repertorio muy diverso que es empleado en una variedad de contextos conductuales. En general el repertorio del loro corona lila es amplio comparado con otros psitácidos, empleando principalmente 3 tipos de notas en todos los contextos, lo que indica flexibilidad y adaptación vocal. Esta adaptación (incluyendo reglas de diseño) podría también beneficiar a los individuos en diferentes ambientes sociales o hábitats. Proponemos que la evaluación del repertorio vocal debe realizarse basados en notas emitidas reflejando de mejor forma la evolución y la diversidad vocal potencial de cada especie, permitiendo comparaciones entre especies de psitácidos. Conocer el repertorio vocal de psitácidos en vida libre es esencial si se desea realizar estudios posteriores sobre los mecanismos de comunicación y reconocimiento vocal, la evolución de la comunicación y las capacidades de aprendizaje (Bradbury y Balsby 2016).

Para el segundo capítulo, reportamos que la composición de notas y la sintaxis presentaron diferencias en tres áreas de anidación e individuos. Esta variación en tres áreas podría indicar la existencia de variación geográfica, debido a una diferencia en repertorio. Además, parece que la estrategia de los machos para diferenciarse de los demás vecinos es

emplear un repertorio y una sintaxis diferente, lo cual permitiría a la especie tener múltiples variantes del llamado de anidación evitando repeticiones. Esto indica que el loro corona lila presenta en el llamado de anidación, un mecanismo complejo que se encuentra moldeado por factores como la densidad de nidos.

Para el tercer capítulo encontramos que las hembras del loro corona lila tuvieron una reacción de menor intensidad en comparación al estímulo sin modificar o al encuentro real. Esta reducción de respuesta indicaría la importancia en el mensaje, el cual al sufrir cambios deja de ser efectivo, funcionando como una especie de llave que asegura la identidad del macho, evitando falsos positivos. Finalmente, faltaría realizar un mayor número de pruebas de playback para fortalecer los resultados.

Para el último capítulo, concluimos que, aunque el loro corona lila presenta una territorialidad y reconocimiento individual vocal, no encontramos discriminación ni una respuesta diferencial entre parejas conspecíficas vecinas y extrañas. Considerando costos-beneficios de esta estrategia, parece que los costos sobrepasan a los beneficios cuando la pareja no es agresiva contra parejas vecinas. Esto podría explicarse, además del riesgo de atraer depredadores, debido a que los loros corona lila tienden a anidar año tras año en el mismo sitio (Salinas-Melgoza et al. 2009), y cuando los sitios de anidación son un recurso limitado, vale la pena defenderlo.

Finalmente, concluimos que la comunicación vocal en el loro corona lila es dinámica, modificándose dependiendo del contexto conductual o social en el que se emita y por lo tanto resulta de vital importancia para relacionarse con su pareja y con otros individuos. Con este estudio abrimos el campo en el loro corona lila para nuevas

investigaciones acerca de los mecanismos de la comunicación vocal a diferentes niveles de organización social y a diferentes escalas geográficas, además de investigar las reglas de diseño cuando el hábitat es diferente.

LITERATURA CITADA GENERAL

- Bloomfield, L. L., I. Charrier, y C. B. Sturdy. 2004. Note types and coding in parid vocalizations. II: The chick-a-dee call of the mountain chickadee (*Poecile sambeli*). *Can. J. Zool.* **82**:780-793.
- Bloomfield, L. L., L. S. Phillmore, R. G. Weisman, y C. B. Sturdy. 2005. Note types and coding in parid vocalizations. III: The chick-a-dee call of the Carolina chickadee *Poecile carolinensis* *Can. J. Zool.* **83**:820–833.
- Blumstein, D., y A. Turner. 2005. Can the acoustic adaptation hypothesis predict the structure of Australian birdsong? *acta ethologica* **8**:35-44.
- Bradbury, J. W. 2003. Vocal communication in wild parrots. Pages 293-316 in F. B. M. DeWaal y P. L. Tyack, editors. *Animal social complexity: intelligence, culture and individualized societies*. Harvard University Press, Cambridge, Massachuset.
- Bradbury, J. W., y T. J. S. Balsby. 2016. The functions of vocal learning in parrots. *Behavioral Ecology and Sociobiology.* **70**:293-312.
- Bradbury, J. W., K. A. Cortopassi, J. R. Clemmons, y D. Kroodsma. 2001. Geographical variation in the contact calls of Orange-fronted parakeets. *Auk* **118**:958-972.
- Bradbury, J. W., y S. L. Vehrencamp. 2011. *Principles of animal communication*. Sinauer, Sunderland, Mass.

- Brunton, D. H., B. Evans, T. Cope, y W. Ji. 2008. A test of the dear enemy hypothesis in female New Zealand bellbirds (*Anthornis melanura*): female neighbors as threats. *Behavioral Ecology* **19**:791-798.
- Bullock, S. H. 1986. Climate of Chamela, Jalisco, and trends in the south coastal region of Mexico. *Archives for Meteorology, Geophysics, and Bioclimatology, Series B* **36**:297-316.
- Catchpole, C. K ., y P. J. B. Slater. 2008. Bird songs: biological themes and variations. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom.
- Clucas, B. A., T. M. Freeberg, y J. R. Lucas. 2004. Chick-a-dee call syntax, social context, and season affect vocal responses of Carolina chickadees (*Poecile carolinensis*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* **57**:187-196.
- Charrier, I., Bloomfield, L. L., y Sturdy, C. B. 2004. Note types and coding in paired vocalizations. I: The chick-a-dee call of the black-capped chickadee *Poecile atricapillus*. *Can. J. Zool.* **82**:769–779.
- 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.
- Ficken, M. S., R. W. Ficken, y S. R. Witkin. 1978. Vocal Repertoire of the Black-Capped Chickadee. *The Auk* **95**:34-48.
- Fisher, J. 1954. Evolution and bird sociality. Pages 71-83 in J. Huxley, A. C. Hardy, and E. B. Ford, editors. *Evolution as a process*. Allen & Unwin, London.

- Freeberg, T. M., y J. R. Lucas. 2002. Receivers respond differently to chick-a-dee calls varying in note composition in Carolina chickadees, *Poecile carolinensis*. *Animal Behaviour* **63**:837-845.
- Hailman, J. P., y M. S. Ficken. 1996. Comparative analysis of vocal repertoires, with reference to chickadees. *Ecology and evolution of acoustic communication in birds*:136-159.
- Kroodsma, D. E., y B. E. Byers. 1991. The Function(s) of Bird Song. *American Zoologist* **31**:318-328.
- Lovell, S. F., y M. R. Lein. 2004. Song variation in a population of Alder Flycatchers. *Journal of Field Ornithology* **75**:146-151.
- Mammen, D. L., y S. Nowicki. 1981. Individual differences and within-flock convergence in chickadee calls. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **9**:179-186.
- McComb, K., y S. Semple. 2005. Coevolution of vocal communication and sociality in primates. *Biology Letters* **1**:381-385.
- Nowicki, S. 1983. Flock-specific recognition of chickadee calls. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **12**:317-320.
- 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.
- Rand, A. S., y M. J. Ryan. 1981. The Adaptive Significance of a Complex Vocal Repertoire in a Neotropical Frog. *Zeitschrift für Tierpsychologie* **57**:209-214.
- Renton, K. 2004. Agonistic interactions of nesting and nonbreeding macaws. *The Condor* **106**:354-362.

- Salinas-Melgoza, A., V. Salinas-Melgoza, y K. Renton. 2009. Factors Influencing Nest Spacing of a Secondary Cavity-Nesting Parrot: Habitat Heterogeneity and Proximity of Conspecifics. *The Condor*. **111**:305-313.
- Smith, S. T. 1972. Communication and other social behavior in *Parus carolinensis*. *Publ. Nuttall Ornithol. Club* **11**:1-125.
- Waltman, J. R., y S. R. Beissinger. 1992. Breeding Behavior of the Green-Rumped Parrotlet. *The Wilson Bulletin* **104**:65-84.
- Winter, P., D. Ploog, y J. Latta. 1966. Vocal repertoire of the squirrel monkey (*Saimiri sciureus*), its analysis and significance. *Experimental Brain Research* **1**:359-384.
- 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.
- Yule, G. 1996. *The study of the language*. Cambridge University Press, Cambridge.