



Universidad Autónoma de Tlaxcala

Posgrado del Centro Tlaxcala de Biología de la Conducta

Leks, variación y discriminación vocal en *Colibri
thalassinus* (Trochilidae)

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

DOCTOR (A) EN CIENCIAS NATURALES

P r e s e n t a

Vanessa Martínez-García

Codirectores:

Dr. Carlos Alberto Lara Rodríguez

Dr. Juan Francisco Ornelas Rodríguez

Tutores:

Dr. Raúl Ortiz-Pulido

Dr. Amando Bautista Ortega

Tlaxcala, Tlax.

Mayo, 2012



Universidad Autónoma de Tlaxcala

Posgrado del Centro Tlaxcala de Biología de la Conducta

Leks, variación y discriminación vocal en *Colibri thalassinus* (Trochilidae)

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE
DOCTOR (A) EN CIENCIAS NATURALES

P r e s e n t a

Vanessa Martínez-García

Codirectores:

Dr. Carlos Alberto Lara Rodríguez

Dr. Juan Francisco Ornelas Rodríguez

Tutores:

Dr. Raúl Ortiz-Pulido

Dr. Amando Bautista Ortega

Tlaxcala, Tlax.

Mayo, 2012



Universidad Autónoma de Tlaxcala
Posgrado del Centro Tlaxcala de Biología de la Conducta
Doctorado en Ciencias Naturales



COORDINACIÓN DEL DOCTORADO
EN CIENCIAS NATURALES
CENTRO TLAXCALA DE BIOLOGÍA DE LA CONDUCTA
UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE TLAXCALA
P R E S E N T E

Los abajo firmantes, miembros del jurado evaluador del proyecto de tesis que la alumna **Vanessa Martínez García**, realizará para la obtención del grado de **Doctora en Ciencias Naturales**, expresamos que, habiendo revisado la versión final del documento de tesis, damos la aprobación para que ésta sea impresa y defendida en el examen profesional correspondiente. El título que llevará es "**Leks, variación y discriminación vocal en *Colibri thalassinus* (Trochilidae)**"

Sin otro particular, aprovechamos para enviarle un cordial saludo.

Atentamente
Tlaxcala, Tlax., abril 27 de 2012


Dr. Raúl Ortiz Pulido


Dr. Carlos Alberto Lara Rodríguez


Dr. Amando Bautista Ortega


Dr. Juan Francisco Ornelas Rodríguez


Dr. Martín Alejandro Serrano Meneses


Dr. Carlos Alberto Chávez Zichinelli



Sistema Institucional de Gestión de la Calidad Certificado Bajo la Norma:
ISO 9001:2000-NMX-CC-9001-IMNC-2000



Km. 1.5 Carretera Tlaxcala-Puebla CP 90070 Tel-Fax: 01(246)462-15-57 e-mail: posgradoctbcuat@gmail.com
Tlaxcala, Tlax.

A mi familia:

Gracias a mis padres y hermanos por todo el apoyo, por la confianza, y por estar y vivir conmigo cada paso.

A mis amigos:

Por la amistad, por cada una de las pláticas, por cada momento que hizo mi estancia mas placentera.

RESUMEN

Los leks o asambleas de cortejo son un sistema de apareamiento en el que varios machos realizan despliegues en un área determinada denominada arena. En estas arenas se defienden territorios individuales, se realizan despliegues conductuales, aéreos y/o vocales para atraer a las hembras. Ya que éstas visitan las asambleas para elegir una pareja. Para este estudio en particular solo hablaremos de los despliegues vocales (sonidos emitidos: canto y llamados). Estas vocalizaciones pueden variar entre individuos en cuanto estructura y organización haciendo que se formen vecindarios vocales dentro de un lek. Ante esta variación vocal los individuos utilizan estrategias de reconocimiento para discriminar entre individuos que son sus vecinos y extraños. De acuerdo con esto, nos planteamos describir los leks, la variación y discriminación vocal en *Colibri thalassinus* (Trochilidae) en el Parque Nacional La Malinche (PNM) en Tlaxcala. Inicialmente ubicamos individuos cantando, tomamos nota de las características espaciales y temporales del espacio que usaron, grabamos sus cantos y los analizamos y finalmente realizamos un experimento en campo para observar su capacidad de discriminación. Los leks (asambleas de canto) que *C. thalassinus* forma se establecen a finales de julio y a principios de octubre se desintegran. Cada lek, conformado por 4-13 individuos, dura entre 10 y 50 días activo, con individuos cantando desde el amanecer hasta el anochecer. El canto de cada individuo puede contener de tres a cinco notas distintas haciendo un repertorio vocal de 41 notas. Durante la actividad del lek los individuos presentan por lo regular dos perchas en ramas altas y expuestas sobre las que cantan y exhiben algunas conductas, tales como: virar, aletear, girar completamente y hacer abanicos. Para establecer sus leks, *C. thalassinus* utiliza la vegetación secundaria del PNM, estas son zonas entre el bosque y los cultivos, sitios con árboles altos y zonas abiertas. En cuanto a la variación vocal, observamos que *C. thalassinus* presenta un canto complejo por el tamaño del repertorio. No observamos variación vocal en el mismo individuo (intraindividual) a lo largo del día, ya que entonan las mismas notas y con una organización muy similar. Sin embargo, entre individuos dentro de un lek y entre leks observamos una gran variación vocal, ya que los individuos entonaron distintas notas, éstas, con distinta estructura y organización, formando vecindarios vocales dentro de los leks.

De acuerdo a los vecindarios vocales y a un experimento de discriminación de vecinos, los individuos responden más fuertemente al canto de individuos lejanos que al canto de sus vecinos. Esto sugiere que los individuos de *C. thalassinus* son capaces de discriminar de acuerdo al canto entre vecinos y extraños.

En este trabajo describo las características espaciales y temporales de los leks, repertorio vocal, conductas y preferencias en cuanto a la estructura de la vegetación, la variación vocal de estas asambleas en la época reproductiva, así como la capacidad de *C. thalassinus* para discriminar entre vecinos y extraños. Lo cual, es información inexistente para la mayoría de las especies de colibríes que forman leks.

ÍNDICE

	Pag.
Capitulo I. Descripción de los leks formados por <i>Colibri thalassinus</i> (Trochilidae)	13
1.1. Introducción	14
1.2. Antecedentes	15
1.3. Método	16
1.3.1. Área de estudio	16
1.3.2. Especie modelo	18
1.3.3. Captura y marcaje temporal de <i>Colibri thalassinus</i>	20
1.3.4. Organización espacial y temporal de los leks	20
1.3.5. Características de las perchas	21
1.3.6. Repertorio vocal y conductas asociadas al lek	21
1.3.7. Vegetación en las zonas de leks	22
1.4. Resultados	22
1.4.1. Captura y marcaje temporal de <i>Colibri thalassinus</i>	22
1.4.2. Organización espacial y temporal de los leks	23
1.4.3. Características de las perchas	25
1.4.4. Repertorio vocal y conductas asociadas al lek	26
1.4.5. Vegetación en las zonas de leks	27
1.5. Discusión	34
1.5.1. Organización espacial y temporal de los leks	34
1.5.2. Características de las perchas	35
1.5.3. Repertorio vocal y conductas asociadas al lek	36
1.5.4. Vegetación en las zonas de leks	37
Capitulo II. Estructura, organización y variación vocal en los leks formados por <i>Colibri thalassinus</i>	39
2.1. Introducción	40
2.2. Antecedentes	40
2.3. Método	44
2.3.1. Área de estudio	44
2.3.2. Especie modelo	44
2.3.3. Grabación y análisis de los cantos	44
2.3.4. Repertorio vocal	45
2.3.5. Estructura del canto	45
2.3.6. Organización del canto (sintaxis)	46
2.3.7. Variación vocal individual y entre individuos	48
2.4. Resultados	48

2.4.1. Grabación y análisis de los cantos	48
2.4.2. Repertorio vocal	48
2.4.3. Estructura del canto	48
2.4.4. Organización del canto (sintaxis)	49
2.4.5. Variación vocal individual y entre individuos	49
2.5. Discusión	58
2.5.1. Repertorio vocal	58
2.5.2. Estructura del canto	59
2.5.3. Organización del canto (sintaxis)	60
2.5.4. Variación vocal individual y entre individuos	61
Capítulo III. Discriminación vocal en <i>Colibri thalassinus</i> (Trochilidae).	63
3.1. Introducción	64
3.2. Antecedentes	64
3.3. Método	65
3.3.1. área de estudio	65
3.3.2. Especie modelo	66
3.3.3. Experimento de campo: discriminación vocal	66
3.4. Resultados	67
3.4.1. Discriminación vocal	67
3.5. Discusión	72
4. Conclusiones generales	74
5. Bibliografía	75

ÍNDICE DE FIGURAS

	Pag.
Figura 1.1. Área de estudio	17
Figura 1.2. Imágenes de <i>Colibri thalassinus</i>	19
Figura 1.3. Organización espacial y temporal de los leks	28
Figura 1.4. Características de las perchas	29
Figura 1.4. Repertorio vocal (canto estático)	31
Figura 1.6. Repertorio vocal (canto de forrajeo)	31
Figura 1.7. Índices de similitud de la vegetación presente en las zonas de lek	33
Figura 2.1. Fragmento de un canto de <i>Colibri thalassinus</i> donde se muestran los componentes medidos	45
Figura 2.2. Repertorio vocal de <i>Colibri thalassinus</i>	51
Figura 2.3. Matriz donde se muestran las notas entonadas por individuo	54
Figura 2.4. Ejemplo: organización de las notas en un individuo	55
Figura 2.5. Ejemplo: organización de las notas en un lek	56
Figura 2.6. Dendograma de agrupación con base en las notas entonadas	57
Figura 3.1. Scores de cada componente para los tratamientos (extraños y vecinos)	71

ÍNDICE DE TABLAS

	Pág.
Tabla 1.1. Promedios de las distancias entre perchas, entre individuos y entre leks	30
Tabla 1.2. Listado de las especies de plantas presentes en las zonas de leks	32
Tabla 2.1. Variables medidas de los cantos	45
Tabla 2.2. Número de individuos grabados por lek para cada año	50
Tabla 2.3. Promedios de las variables medidas de los cantos	52
Tabla 2.4. Resultados de los análisis no-paramétricos de la estructura del canto en un individuo	53
Tabla 3.1. Listado de variables conductuales medidas durante el experimento	67
Tabla 3.2. Promedios de las variables conductuales medidas	69
Tabla 3.3. Pesos de las variables para cada componente	70

ÍNDICE DE ANEXOS

ANEXO I. Listado de las especies de colibríes que forman leks

ANEXO II. Notas entonadas por cada individuo grabado

ANEXO III. Promedios de la estructura (Duración, Frecuencia mínima y máxima) de las notas entonadas por individuo

ANEXO IV. Diagramas cinemáticos: organización del canto de cada individuo grabado

CAPÍTULO I

DESCRIPCIÓN DE LOS LEKS FORMADOS POR *Colibri thalassinus* (Trochilidae)

1.1. INTRODUCCIÓN

Los leks o asambleas de cortejo son un sistema de apareamiento poligínico (un macho copula con distintas hembras) en el que varios machos realizan despliegues en un área determinada denominada arena (Payne 1984, Höglund y Alatalo 1995, MacDougall-Shackleton y Harbison 1998, Almeida y Macedo 2001).

En estas arenas se defienden territorios individuales, se realizan despliegues conductuales, aéreos y/o vocales para atraer a las hembras (Pizo y Silva 2001, Gutiérrez 2002). En teoría, estos territorios no deben presentar ningún otro recurso (alimento, sitio de descanso o de anidación) requerido por las hembras excepto los machos. Ya que éstas visitan las asambleas para elegir a una pareja (Pizo y Silva 2001).

A partir de la descripción del lek como sistema de apareamiento, Bradbury (1981) sugiere cuatro criterios que pueden ser usados para distinguir un lek verdadero de otros sistemas de apareamiento: 1) Los machos no presentan cuidado parental, solo contribuyen con los gametos; 2) el lek es una zona donde las hembras llegan y sobre la cual ocurren muchos de los apareamientos, los machos se reúnen ahí y no son hábitats usados por la especie para otras actividades como forrajear, anidar o descansar; 3) los sitios de despliegues no contienen suficientes recursos requeridos por las hembras excepto por los machos, esta estipulación incluye alimento, agua, sitios de descanso o anidación; y 4) las hembras tienen la oportunidad de seleccionar a un macho cuando visitan estas arenas (Bradbury 1981, Höglund y Alatalo 1995).

De acuerdo a estos criterios, se han establecido definiciones para tres tipos de leks: 1) leks clásicos, son aquellos donde los machos se encuentran densamente agrupados en pequeñas áreas para realizar sus despliegues (Bradbury 1981, Oring 1982, Théry 1990); 2) leks explotados, se refieren a las arenas donde los machos se encuentran distanciados, mantienen contacto auditivo pero carecen de contacto visual (Emlen y Oring 1977, Bradbury 1981, Oring 1982, Payne 1984, Phillips 1990, Théry 1990); y 3) leks basados en el recurso, son aquellos donde los machos se establecen en sitios donde hay recursos en abundancia tanto para los machos que están defendiendo un territorio como para las hembras que los visitan (Alexander 1975). Respecto a esta última clasificación, Bradbury y colaboradores (1986) mencionan que no se debe ser muy estricto. A lo que Höglund y Alatalo (1995) sugieren tomar

en cuenta la historia natural de cada especie, ya que todas presentan diferentes requerimientos.

Este sistema de apareamiento ha sido observado en distintos grupos de animales tales como insectos, peces, anfibios, reptiles, mamíferos y aves (Höglund y Alatalo 1995).

Las aves han sido uno de los grupos más estudiado en cuanto a este tipo de apareamiento, reportándose que cerca de 130 especies pertenecientes a seis familias (Cotingidae, Paradisaeidae, Pipridae, Ptilonorhynchidae, Pycnonotidae y Tyrannidae) forman leks como sistema de apareamiento (Bosque 1996). En dicho estudio, Bosque (1996) no menciona a la familia Trochilidae (Colibríes tropicales y ermitaños), a pesar de ser uno de los grupos de aves más diversos. Sin embargo, en una revisión llevada a cabo por la autora del presente trabajo, se encontraron reportes de 45 especies de colibríes que forman leks durante la época reproductiva (ANEXO I). Para cuatro de estas especies se cuenta con una descripción superficial de los leks que forman, para otras cuatro existe una descripción espacial y temporal de este sistema y para el resto solo se menciona que forman leks durante la temporada reproductiva sin dar una descripción de este sistema.

1.2. ANTECEDENTES

Las primeras descripciones de las asambleas de canto (leks) en colibríes fueron realizadas por Snow en 1968, 1974 y 1977, Wiley en 1971, y Barash en 1972. Estos trabajos comenzaron a introducir el concepto de lek como sistema de apareamiento dentro del grupo de los colibríes, con *Phaethornis guy* (Snow 1968, 1974 y 1977), *Phaethornis longuemareus* (Wiley 1971), y *Selasphorus platycercus* (Barash 1972). A partir de 1968, Snow inicia estudios con *P. guy*, reportando las conductas de apareamiento en distintos leks. Posteriormente, Wiley (1971) hace una descripción completa de los leks, así como de las perchas, la disposición espacial, la descripción del canto y de los grupos de canto de *P. longuemareus*. Por su parte, Barash (1972) describe el lek de *S. platycercus*, indicando sitio de observación, distancias entre individuos y conductas asociadas. Posterior a esto, Feinsinger en 1977 menciona que *Amazilia candida*, *Campylopterus hemileucurus*, *Colibri thalassinus*, *P. guy* y *Philodice bryanta* forman leks. Finalmente, Stiles y Wolf en 1979 presentan la ecología y evolución de la conducta de apareamiento tipo lek en *P. superciliosus* (Stiles y Wolf 1979).

Sin embargo, es a partir de 1981, cuando Bradbury define y establece cuatro criterios (enumerados en la introducción) para poder reconocer un lek en campo (Bradbury 1981). A partir de ese momento surgen estudios para *Stellula calliope* (Tamm *et al.* 1989), *Amazilia candida* (Atwood y cols. 1991) y otro más para *P. guy* (MacDougall-Shackleton y Harbison 1998). En estos estudios, además de describir los leks, se comienza a reportar que en estas asambleas de canto (leks) se pueden compartir los repertorios vocales, y que estos cambian conforme incrementa la distancia entre los integrantes del lek, es decir, entre individuos más lejanos habrá mayor variación en las vocalizaciones que entre individuos más cercanos (Tamm y cols. 1989, Atwood y cols. 1991, MacDougall-Shackleton y Harbison 1998). Posteriormente, Bleiweiss (1998) menciona que *Amazilia tzacatl*, *Androdon aequatorialis*, *Eutoxeres aquila*, *Heliodoxa jacula* y *Threnetes ruckeri* forman leks durante la época reproductiva. Los trabajos más recientes sobre la descripción de los leks han sido en *Eupetomena macroaura* (Pizo y Silva 2001), *Calypte anna* (Boughman y Moss 2003) y *Campylopterus curvipennis* (González y Ornelas 2009).

Como se puede evidenciar son pocos los estudios que han descrito las características de los leks en colibríes (solo ocho), a pesar de que la familia Trochilidae es una de las más diversas dentro del grupo de las aves con cerca de 345 especies pertenecientes a dos subfamilias (Trochilinae y Phaethornithinae). Por ello, con la finalidad de adicionar información con respecto al conocimiento de los leks en un mayor número de especies de colibríes, el objetivo de este primer capítulo fue describir, en una escala temporal y espacial, los leks que forma el colibrí oreji-violeta verde *Colibri thalassinus* durante la época reproductiva en La Malinche, Tlaxcala; así como el repertorio vocal de los individuos que los conforman.

1.3. MÉTODO

1.3.1. Área de estudio

El trabajo de campo se llevó a cabo durante tres épocas reproductivas de *Colibrí thalassinus*, de junio a octubre del 2009, de junio a septiembre del 2010 y de julio a octubre del 2011, en distintos sitios del Parque Nacional la Malinche (PNM) en Tlaxcala (Figura 1.1).

El PNM forma parte de la cordillera neovolcánica. Tiene una superficie de 46,093 ha, de las cuales 33,161 ha corresponden al estado de Tlaxcala y 12,932 ha al estado de Puebla. Se localiza entre los 19° 06' 30" – 19° 20' 19" latitud norte y los 97° 55' 32" – 98° 09' 55" de latitud oeste; con un rango altitudinal que va de los 2,300 metros sobre el nivel del mar (msnm) hasta los 4,461 msnm (López-Domínguez y Acosta Pérez 2005). La vegetación está conformada por comunidades de *Abies*, *Alnus*, *Juniperus*, *Quercus*, *Pinus*, zacatonal y vegetación secundaria (Villers y cols. 2006).

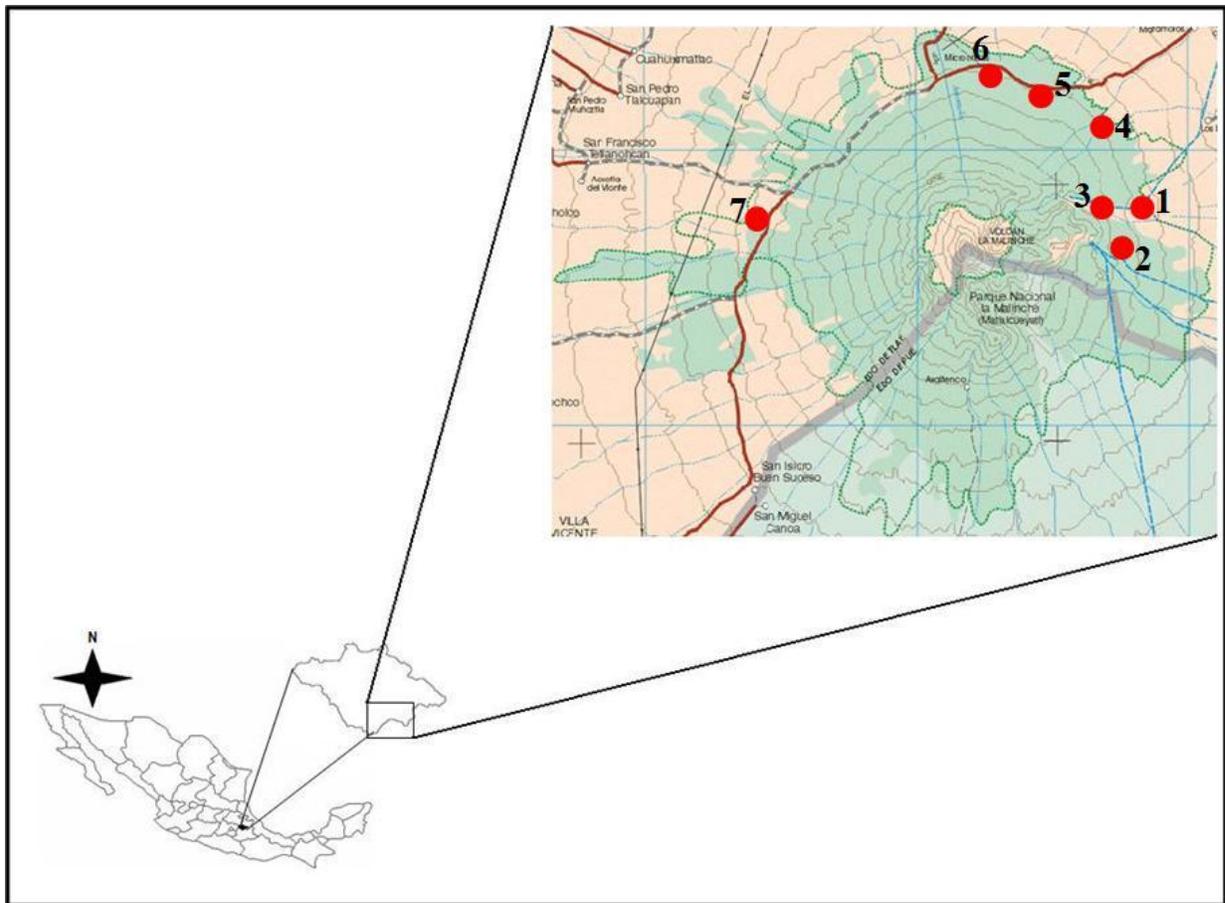


Figura 1.1. Los puntos azules indican los sitios en donde se establecieron los leks de *Colibri thalassinus* dentro del Parque Nacional La Malinche (PNM) en el Estado de Tlaxcala, México: 1) Ixtenco, 2) Cabañas, 3) Caseta 5, 4) J. M., 5) Km 73, 6) Km 69 y 7) Albergue.

1.3.2. Especie estudiada

Colibri thalassinus (Swainson 1827), es una especie monomórfica, es decir, no presenta dimorfismo sexual en el plumaje, ambos sexos son de color verde metálico, presentan un manchón azul en el pecho, una mancha violeta-azulada en cada costado de la cabeza (en el área auricular), de ahí su nombre (Colibrí oreji-violeta verde). Las plumas de la cola son azul metálico con una ancha banda negra subterminal (Howell y Webb 1995, Johnsgard 1997) (Figura 1.2).

Su distribución es amplia, la podemos encontrar desde el centro de México hasta Guatemala, El Salvador, Costa Rica, Colombia, Ecuador y Perú. Se encuentra en alturas que van de los 1200 msnm a los 3000 msnm (Howell y Webb 1995, Johnsgard 1997, National Geographic Society 2002, Lara 2006). Suele ser migrante altitudinal en algunos sitios, como es el caso del PNM en Tlaxcala (Lara 2006).

Tomamos a *C. thalassinus* como especie modelo debido a los reportes previos de que esta especie forma leks durante la temporada reproductiva. Inicialmente, Wagner, en 1945, al describir la historia natural de *C. thalassinus* en México, narra las conductas de apareamiento de machos y hembras, además de las conductas vocales de machos dentro de asambleas de canto (Wagner 1945). La descripción que hace Wagner es lo que actualmente conocemos como lek, esto de acuerdo a los criterios descritos por Branbury (1981). Posteriormente, Feinsinger (1977) en una nota sobre los colibríes de Monteverde en Costa Rica menciona que *C. thalassinus* forma leks como sistema de apareamiento. Finalmente, Gaunt en 1994 y Barrantes en el 2008 realizaron trabajos sobre la variación vocal de cantos estáticos (es el canto que entonan los individuos solo cuando están perchados) entre individuos de *C. thalassinus* que formaban parte de un lek

Además, observaciones preliminares en el sitio de estudio demostraron que esta especie forma leks en el PNM, es abundante y relativamente fácil de registrar, lo que nos permitió usarla como modelo para cumplir los objetivos del presente estudio.



Figura 1.2. Imágenes de *Colibri thalassinus* tomadas en el área de estudio. Se muestran individuos al momento de la captura, con las marcas temporales y sobre perchas (Fotos: María José Pérez Crespo y V Martínez-García).

1.3.3. Captura y marcaje temporal de *Colibri thalassinus*

Debido a que se desconoce si los colibríes que forman un lek son persistentes en tiempo y espacio a lo largo de la temporada reproductiva, fue necesario capturar y marcar a la mayor cantidad de individuos para poder identificarlos una vez que los leks se establecieran. Por ello, durante las semanas previas y durante la formación de los leks (de junio a octubre de 2009, 2010 y 2011) se realizaron capturas en distintas zonas dentro del Parque que contaran con abundantes parches en floración tanto de *Bouvardia ternifolia* (Rubiaceae) como de *Penstemon roseus* (Lamiaceae), ya que, en estos sitios *C. thalassinus* estableció sus leks o asambleas de canto. Para ello, se utilizaron entre 10 y 12 redes de niebla de 3, 6 y 12 m., las cuales fueron colocadas a las 07:00 am y retiradas a las 15:00 pm, dentro de este periodo se revisaban las redes cada 15 o 30 min dependiendo de la actividad de los colibríes.

Para el marcaje temporal de los individuos capturados se utilizaron círculos de 0.5 mm de diámetro (de papel fomi), a cada individuo capturado se le colocó un color diferente en el dorso utilizando una pequeña gota de pegamento (González y Ornelas 2009; Figura 2). Pruebas preliminares demostraron que estas marcas duran entre 2 y 3 meses hasta que las plumas dorsales son mudadas. Asimismo, esta técnica de marcado ha demostrado ser una alternativa eficiente (con respecto al anillado) para la identificación visual de individuos en condiciones de campo (González y Ornelas 2009).

1.3.4. Distribución espacial y temporal de los leks

De forma paralela a las capturas y al marcaje de *C. thalassinus*, se realizaron recorridos en los inicios y durante la época reproductiva en distintos sitios del PNM para detectar el establecimiento de leks (estas zonas fueron abiertas con arboles altos entre el bosque y los cultivos, características que menciona Wagner (1945) y que íbamos observando conforme ubicábamos a los individuos cantando). Al detectar a varios individuos en perchas permanentes y cantando por periodos de entre 10 y 20 min consecutivos en una zona determinada, el sitio fue catalogado como un posible lek.

Para determinar la distribución espacial identificamos y registramos las posiciones de cada individuo dentro del lek por medio de un GPS. Para la distribución temporal se hicieron recorridos posteriores al establecimiento de un lek, con el fin de determinar la duración del

lek, así como la adición de nuevos individuos a la asamblea para incluir a todos los machos que lo fueran conformando.

1.3.5. Características de las perchas

Después de determinar que un lek se había establecido y de registrar la ubicación de los individuos que lo conformaban, el siguiente paso fue describir las características de las perchas que estaban utilizando para cantar, las cuales incluyeron: 1) especie de árbol o arbusto, 2) número de perchas usadas por individuo y 3) alturas de las perchas.

Para determinar que un lek ya estaba establecido tomé en cuenta dos siguientes puntos, el primero, ubicar a varios individuos separados cantando al mismo tiempo en un sitio y el segundo, al observar a cada individuo, estos permanecen de forma constante en su percha cantando y solo baja a comer en parches cercanos y regresa a su percha a seguir cantando.

1.3.6. Repertorio vocal y conductas asociadas al lek

Para obtener el repertorio vocal y conductas asociadas (por ejemplo cortejo) de los individuos que conformaban los leks durante la época reproductiva, se grabó y registró a la mayor cantidad de individuos de *C. thalassinus* que los integraban (durante tres épocas reproductivas, 2009, 2010 y 2011). Para realizar estas grabaciones se utilizaron una grabadora análoga Tascam DA-P1 y dos grabadoras digitales SONY PCM-M10, un micrófono Sennheiser MKH-70, audífonos y casetes.

Para cada individuo se realizó el mayor número de grabaciones posible en distintos momentos a lo largo del día, procurando tener todas las grabaciones de un individuo en el mismo día.

Cada grabación fue digitalizada para generar un espectrograma con el programa Raven Pro 1.3 (Charif y cols. 2008). Cada espectrograma fue analizado para la identificación (con letras) y cuantificación de los tipos de notas o sílabas presentes en el canto para obtener el repertorio vocal.

El repertorio vocal fue el número total de notas distintas entonadas por los individuos grabados en los leks formados por *C. thalassinus* en el PNM, en Tlaxcala.

En el momento de realizar las grabaciones de audio, se realizaron observaciones y algunas filmaciones a los individuos para describir las conductas de los machos dentro de un lek.

1.3.7. Vegetación en las zonas de leks

Finalmente, en cada sitio en el que se estableció un lek se realizó la descripción de la vegetación y se colectó material con el fin de tener un listado de las especies vegetales presentes en estos sitios, y establecer alguna posible preferencia de la vegetación que usan para establecerse.

En cada sitio en el que se estableció un lek, se realizó un recorrido para registrar a las especies de plantas presentes, para la caracterización de esta vegetación se contó con el apoyo del Dr. José Luis Martínez y Pérez del Laboratorio de Sistemática del Centro de Investigación en Ciencias Biológicas de la Universidad Autónoma de Tlaxcala (CICB – UAT). Además, se utilizaron guías de identificación de especies (Rzedowski y Rzedowski 2001, Rzedowski y Rzedowski 2003, Villers y cols. 2006).

Para expresar el grado de semejanza de las especies de plantas presentes en cada lek calculamos el índice de similitud de Sorensen, el cual relaciona el número de especies en común (Moreno 2001). A partir del listado general se realizó una matriz de presencia - ausencia y con apoyo del programa Multivariate Statistical Package se obtuvieron los índices de similitud (Kovach Computing Services. 1985-2000).

1.4. RESULTADOS

1.4.1. Captura y marcaje temporal de *Colibri thalassinus*

Durante las tres épocas reproductivas se capturaron 134 individuos de *C. thalassinus* de los cuales se marcaron 114, el resto se escapó antes de ser marcado. Las capturas fueron realizadas en siete puntos dentro del PNM: 1) Ixtenco, 2) Cabañas, 3) Caseta 5, 4) J. M., 5) Km 73, 6) Km 69 y 7) Albergue (Figura 1.1).

1.4.2. Organización espacial y temporal de los leks

En el 2009 solo se estableció un lek en caseta 5, en el 2010 en J. M., Km 69 y albergue y para el 2011 se establecieron leks en todos los sitios: Ixtenco, Cabañas, Caseta 5, J. M., Km 73, Km 69 y albergue. Estos sitios presentaron típicamente parches en floración de *B. ternifolia* y *P. roseus* por lo que fueron territorios con gran abundancia de colibríes.

En total, ubique territorios de 90 individuos, de los cuales 88 formaron parte de alguno de los 11 leks que se registraron en los siete sitios de captura durante las tres épocas reproductivas de *C. thalassinus*. Los dos individuos restantes se registraron en zonas retiradas a un lek y al final de la época reproductiva, por lo que no se tomaron en cuenta para el estudio. Cada individuo fue enumerado con forme fue ubicado en el tiempo para llevar acabo su registro y seguimiento.

A continuación daré algunas características específicas de cada lek, tales como, ubicación, duración, número de individuos y el rango de altura (metros sobre el nivel del mar, msnm) en que se establecieron.

Ixtenco: Este lek se estableció por el camino que va de Caseta 5 a la comunidad de Ixtenco, localizado entre los 19° 14' 31.33'' N y los 97° 58' 12.64'' O. Este lek comenzó a formarse a mediados del mes de julio en el 2011 con los individuos 32, 34, 36 y 40, en la primera semana de agosto se observó la mayor cantidad de individuos que lo conformaron (13 individuos), en la segunda semana de agosto ya solo estaban cantando cuatro individuos (29, 31, 33 y 38), para el 7 de septiembre solo cantaban los individuos 29 y 39 y a mediados de septiembre dejaron de cantar todos los integrantes de este lek. El lek se estableció en un rango altitudinal que va de los 2867 a los 2985 msnm (Figura 1.1 y 1.3).

Cabañas: Este lek se estableció 600 m al sur de caseta 5 entre los 19° 58' 12.34'' N y los 97° 58' 39.89'' O. Comenzó a establecerse la primera semana de agosto del 2011 con los individuos 41, 42, 46 y 47, en la segunda semana de agosto se encontraban cantando todos los integrantes (10 individuos), para la tercera semana solo estaba el individuo 46 y para finales de agosto ya se había desintegrado. El rango de altitud en el que se estableció fue de 2939 a los 2968 msnm (Figura 1.1 y 1.3).

Caseta 5: Este lek se ubicó entre los 19° 14' 29.27'' N y los 97° 58' 43.86'' O. En el 2009 empezó a establecerse en los últimos días de agosto, y para el primero de septiembre del

mismo año estaba conformado por siete individuos (2, 3, 4, 5, 6, 7, y 8) que permanecían en sus perchas cantando constantemente, ocho días después se integró el individuo número 1, este lek permaneció constante hasta el 15 de septiembre, y de ahí la actividad de canto comenzó a disminuir y para finales de septiembre se desintegro (Figura 1 y 7.1). Durante agosto del 2010 parecía que se establecería el lek, sin embargo, ningún individuo estableció claramente su territorio. Para el 2011, se empezó a establecer la primera semana de agosto con los individuos 51, 52 y 54, para mediados de agosto se encontraban cantando todos los integrantes (10 individuos), y para la primera semana de septiembre solo se encontraban cantando los individuos 59 y 60, y a los 10 días del mismo mes se desintegro. Este lek se estableció entre los 2836 a los 3060 msnm (Figura 1.1 y 1.3).

J. M.: Ubicado entre los 19° 15' 17.51'' N y los 97° 58' 37.41'' O. Durante el 2010, inicio a formarse la primera semana de septiembre, para el 11 de septiembre se encontraban seis individuos, sin embargo, el día 12 del mismo mes amaneció lloviendo con neblina y temperaturas muy bajas, se desintegro el lek y durante esa temporada ya no se estableció el lek en ese sitio. Para el 2011, el lek se empezó a formar durante la segunda semana de agosto, con los individuos 61, 62, 63, 64 y 65, a principios de septiembre se encontraban cantando todos los siete individuos, a finales de septiembre solo se encontraban los individuos 67 y 68, y unos días después dejaron de cantar. Este lek se formó entre los 2961 y los 3002 msnm (Figura 1.1 y 1.3).

Albergue: Este lek se ubicó entre los 19° 16' 46.99'' N y los 98° 3' 12.88'' O. En el 2010 fue registrado en la tercera semana de septiembre, en este momento estaba conformado por tres integrantes (24, 25 y 26), cuatro días después ya se encontraba un integrante más (el 27) en sus perchas y cantando de forma constante mientras que el 24 había dejado de cantar, para los primeros días de octubre el lek se había desintegrado. Durante el 2011, el lek empezó a formarse la última semana de agosto con los individuos 69 y 70, para la primera semana de septiembre ya estaban todos los 7 individuos, para la segunda semana solo quedaban el 73, 74 y 75, y en la tercera semana de septiembre se desintegro. Se establecieron entre los 2929 y los 3045 msnm (Figura 1.1 y 1.3).

Km 69: Ubicado en el kilómetro 69 de la perimetral (camino que va de la localidad de Altamira a la caseta 5), entre los 19° 16' 23.16'' N y los 97° 59' 12.55'' O. En el 2010

empezó a formarse en la tercera semana de agosto con ocho individuos cantando, y la primera semana de septiembre se desintegro. Durante el 2011, el lek comenzó a formarse la primera semana de septiembre con los individuos 42, 43, 44 y 45 cantando, a mediados de septiembre estaban ocho individuos y a finales de septiembre se desintegro. El rango de altitud en el que se establecieron fue de los 2914 y los 2953 msnm (Figura 1.1 y 1.3).

Km 73: Este lek se estableció en el kilómetro 73 de la perimetral que va de la localidad de Altamira a la caseta 5, entre los 19° 15' 58.00'' N y los 97° 59' 5.07'' O. empezó a formarse la primera semana de septiembre del 2011, con los individuos 84, 85, 86 y 87, a mediados de septiembre se encontraban siete individuos cantando y a finales de septiembre se desintegro. El rango de altitud en el que se estableció fue de los 2977 a los 3002 msnm (Figura 1.1 y 1.3).

Los 11 leks que registramos se establecieron en los bordes del PNM, en zonas cercanas a la perimetral del parque, en estos sitios se puede observar bosque de Pino (*Pinus hartwegii*, *P. leiophylla*, *P. Montezumae* y *P. pseudostrobus*) en recuperación con espacios abiertos, los leks utilizaron una franja que va de los 2800 msnm y que no sobre pasa los 3060 msnm. En promedio, un lek duró 30 días activo (con individuos cantando), durando como mínimo 10 días y como máximo 50 días, con un remplazo de individuos.

Los leks estuvieron separados por 3.837 km en promedio. La distancia entre individuos dentro de un lek fue de 99 m en promedio, y entre las perchas de un individuo la distancia promedio fue de 23 m (Tabla 1.1). De acuerdo a esta disposición espacial que presentan los 88 individuos dentro de los 11 leks, podemos ver que los individuos estuvieron demasiado dispersos en su agregación, posiblemente carecieron de contacto visual, y mantuvieron contacto auditivo entre ellos. Podemos observar en la figura 7.1, la distribución de cada uno de los leks formados durante las tres épocas reproductivas que abarcó el estudio, así como el número de individuos que lo conformó y la ubicación de las perchas por individuo.

1.4.3. Características de las perchas

Los 88 individuos de *Colibri thalassinus* que formaron la totalidad de los leks descritos, cantaron sobre una, dos o tres perchas distintas. El 60% tenían dos perchas para cantar, el 31%

de los individuos eligió una percha y el 9% canto sobre tres perchas. La preferencia por dos perchas se observó en la mayoría de los individuos (gráfica A de la Figura 1.4).

En cuanto a las especies de árbol que usaron como percha fueron 7: Pino (*P. hartwegii*, *P. leiophylla*, *P. Montezumae* y *P. pseudostrobus*) (76), *Buddleia parviflora* (32), árbol seco (16), Encino (*Quercus crassipes*, *Q. disophylla*, *Q. glabrescens* y *Q. laurina*) (14), *Alnus acuminata* (9), *Prunus serotina* (7) y *Barkleyanthus salicifolius* (6). Como se puede ver por el número de perchas, la preferencia se centró a especies de pino. La altura promedio de las perchas fue de 10.963 ± 0.515 m, sin embargo, la preferencia de la especie de árbol que utilizan para percharse vería en cada lek, así como la altura de estas (gráfica B de la Figura 1.4). Cabe mencionar que las perchas fueron ramas o árboles secos, sitios en los que los individuos eran visibles para nosotros.

1.4.4. Repertorio vocal y conductas asociadas al lek

Durante todo el estudio se grabaron a 69 de los 88 individuos que formaron parte de los 11 leks (Ixtenco, Cabañas, Caseta 5, J. M., Km 73, Km 69 y Albergue). Para cada individuo se obtuvieron de una a cinco grabaciones en distintos momentos a lo largo del día.

Cada grabación fue analizada para generar un espectrograma e identificar el número de notas distintas que entonan los individuos que integraron los leks. Se identificaron dos tipos de canto para *C. thalassinus* en el PNM, en Tlaxcala: 1) el repertorio vocal del lek y 2) el canto de forrajeo. El primero, es el canto que conforma el repertorio vocal del lek, el cual consta de 40 notas distintas que entonan solo cuando están posados en sus perchas y forman parte de un lek (Figura 1.5). Y el segundo, es el canto de forrajeo, que es una sola nota (distinta al del repertorio vocal del lek) que pueden repetir en frases de dos hasta 12 notas consecutivas, el canto de forrajeo lo hacen durante el tiempo que pasan alimentándose (Figura 1.6).

A partir de observaciones focales a los 88 individuos (los cuales integraron alguno de los tres leks) durante las grabaciones, se registraron cuatro conductas exhibidas típicamente durante las vocalizaciones y el perchado, las cuales fueron definidas como: 1) Virar; es cuando los individuos giran la cabeza de izquierda a derecha repetidamente, esta conducta es la que se pasan haciendo todo el tiempo en que están cantando sobre sus perchas; 2) Aletear; los individuos extienden las alas, voltean a la izquierda y a la derecha y bajan las alas; 3) Giro

completo: Al estar posados extienden las alas, se elevan, giran 180°, vuelven a posarse y bajan las alas, y 4) Abanico: extienden y retraen las rectrices en forma de abanico de una a tres veces y retraen las rectrices hasta tenerlas juntas como un abanico cerrado. Aletear, el giro completo y el abanico son conductas que hacen con menor frecuencia.

1.4.5. Vegetación en las zonas de lek

A partir de los recorridos realizados en cada sitio en el que se estableció algún lek, obtuvimos un listado de 54 especies de plantas pertenecientes a 25 familias. De este total, 29 estuvieron presentes en el sitio Cabañas, 24 en Caseta 5, 21 en albergue, 20 en Km 73, 19 en Ixtenco, 17 en Km 69 y 15 en J. M. (Tabla 1.2). Cuatro especies de plantas se registraron en los siete sitios en los que se establecieron los leks, *Braccharis conferta* (Asteraceae), *Buddleia parviflora* (Loganiaceae), *Lupinus montanus* (Fabaceae) y *Muhlenbergia macroura* (Poaceae).

De acuerdo al coeficiente de Sorensen, los siete sitios (Ixtenco, Cabañas, Caseta 5, J. M., Km 73, Km 69 y Albergue) tienen un índice de similitud de 0.44. Los sitios con un índice de similitud más alto fueron J. M., Km 69 y km73, que espacialmente se encuentran más cercanos (Figura 1.1 y 1.7).

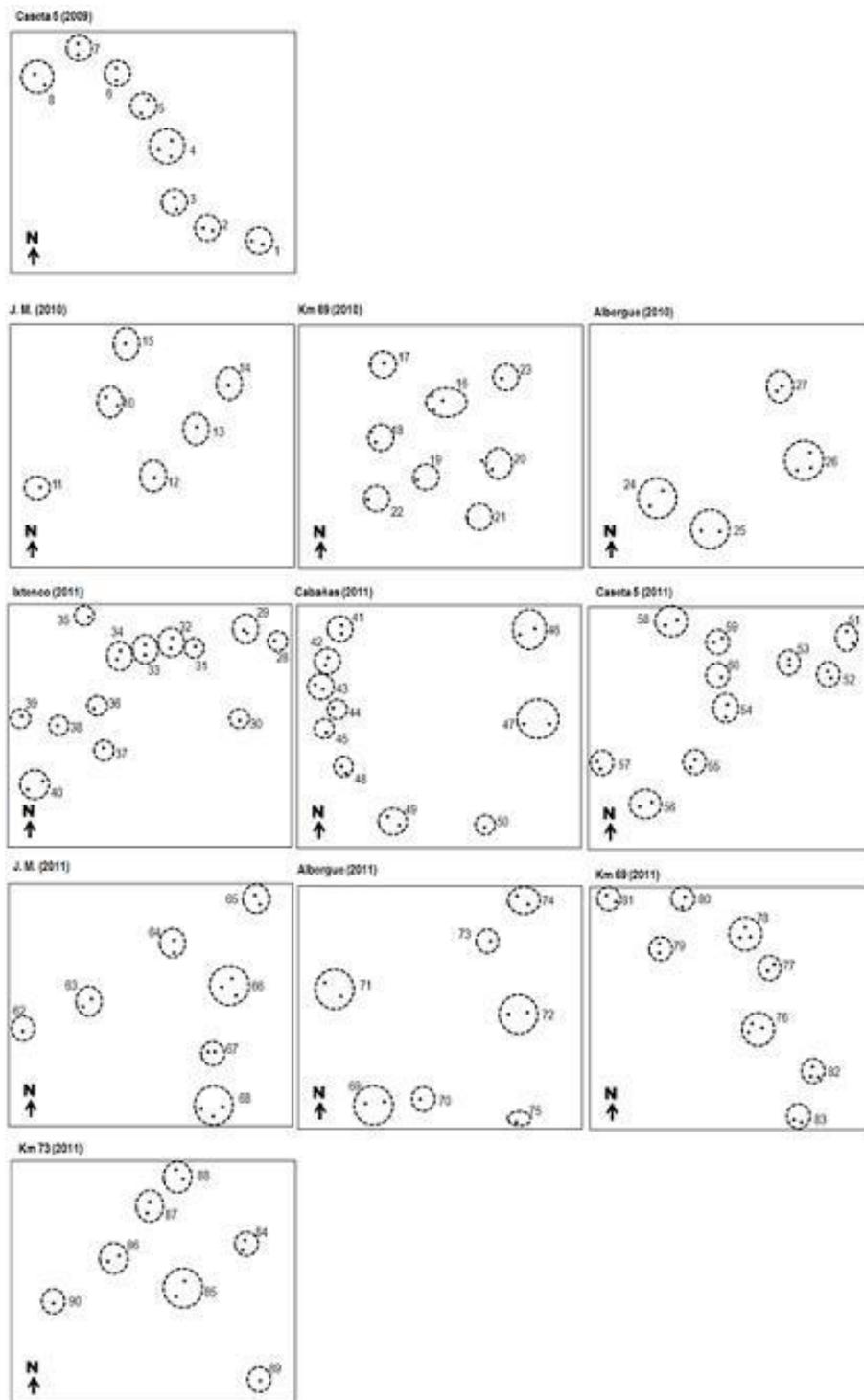


Figura 1.3. Ubicación espacial de los individuos (círculos con líneas punteadas) y de sus perchas (puntos negros), en cada uno de los leks que se establecieron en el PNM durante el 2009 (Caseta 5), 2010 (J. M., Km 69 y Albergue) y 2011 (Ixtenco, Cabañas, Caseta 5, J.M. Albergue, Km 69 y Km 73).

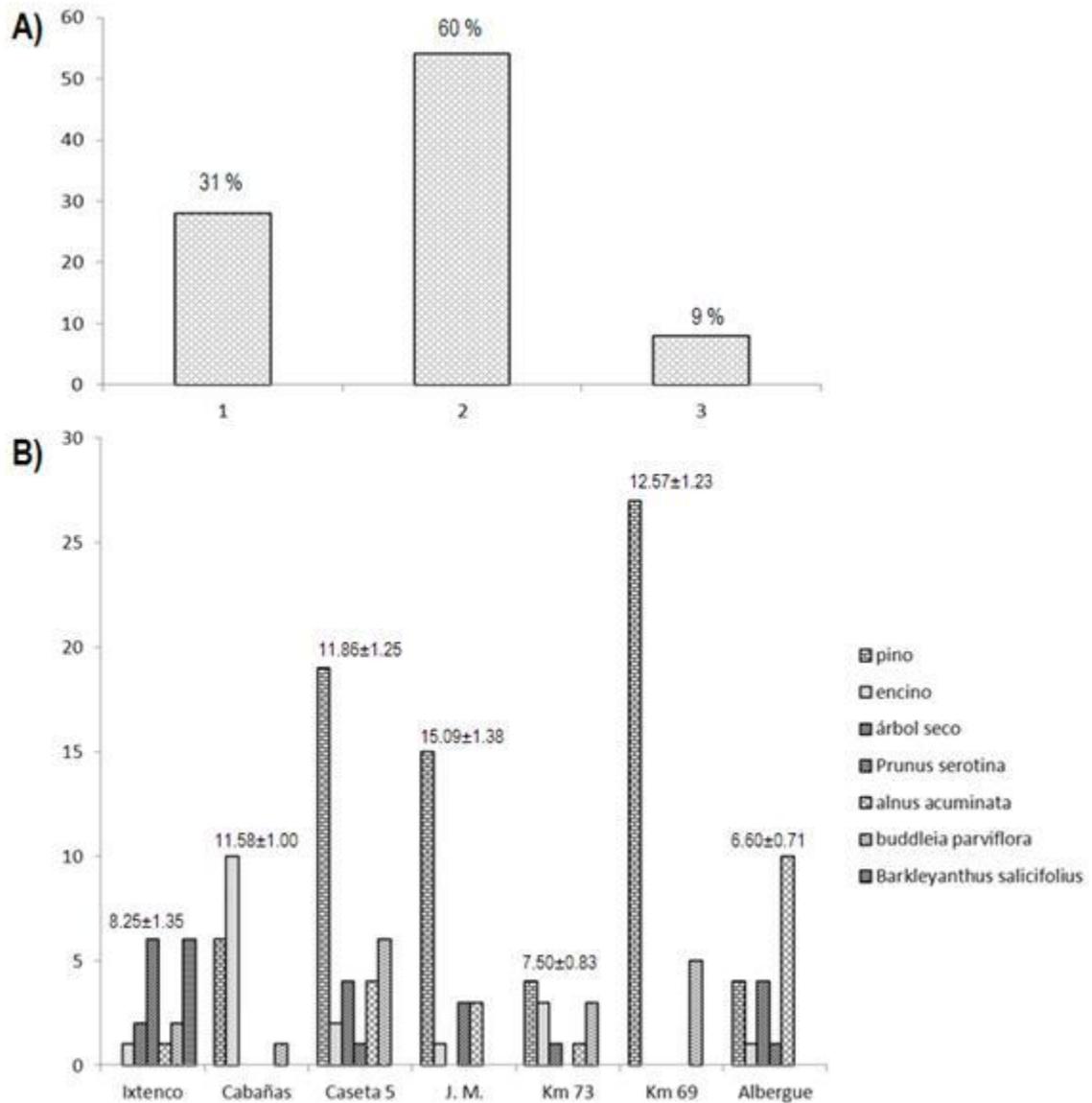


Figura 1.4. Características que presentaron las perchas preferidas por los individuos que conformaron un lek. A) número de perchas usadas por individuo y B) especies de árbol utilizadas en cada lek con el promedio de la altura de estas \pm el error estándar.

Tabla 1.1. Promedios \pm el error estándar de las distancias entre perchas, entre individuos y entre leks ubicados en la Malinche.

Distancias	Media \pm error estándar
Entre perchas (m)	23.134 \pm 1.548
Entre individuos (m)	99.726 \pm 4.959
Entre leks (m)	2398.706 \pm 906.626

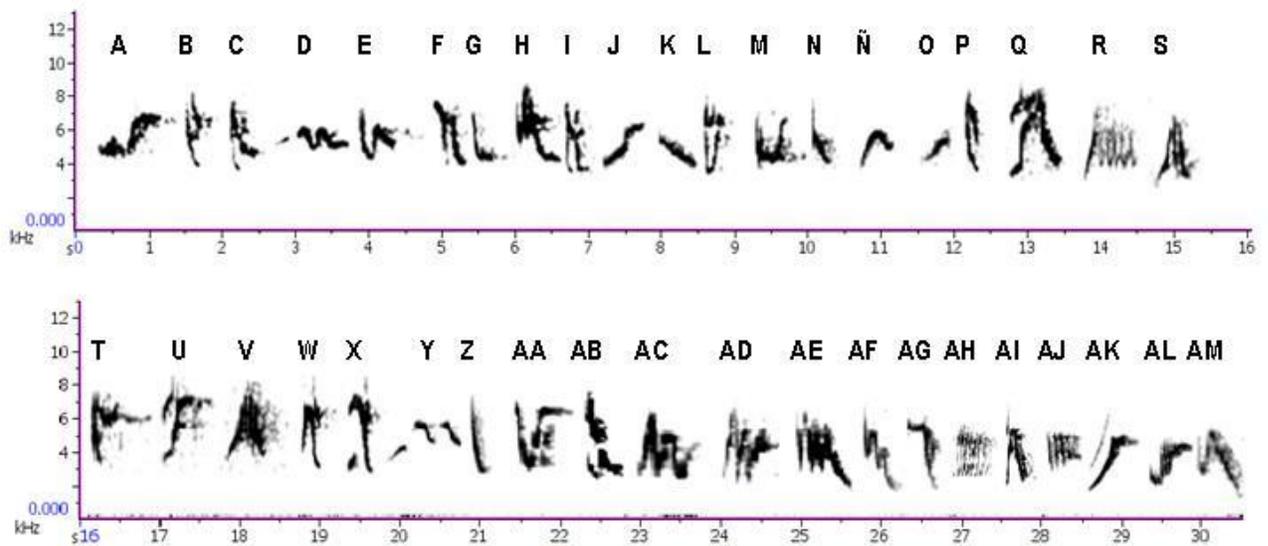


Figura 1.5. Repertorio vocal de los individuos de *C. thalassinus* que integraron leks en La Malinche. En el eje de las X el tiempo en segundos y en el de las Y la frecuencia en KHz. Se muestra cada una de las notas distintas y sobre cada nota se colocó una o dos letras para denominarlas.

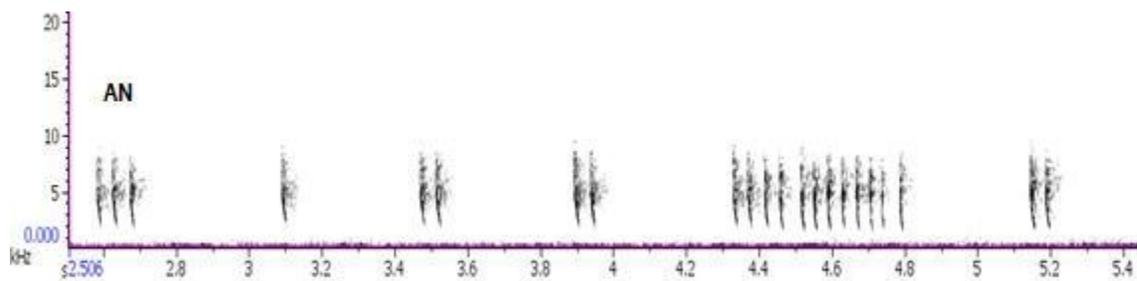


Figura 1.6. Espectrograma del canto realizado durante el forrajeo de *C. thalassinus* en el PNM al estar en leks. Como es visible es un solo tipo de nota, la cual repiten a lo largo del tiempo. En el eje de las X el tiempo en segundos y en el de las Y la frecuencia en KHz.

Tabla 1.2. Listado de las especies de plantas presentes en los siete sitios del PNM donde se establecieron los leks. Se muestra la familia, la especie, los sitios donde se establecieron los leks y la “X” indica la presencia de dicha especie en alguno de los leks.

FAMILIA	ESPECIE	Leks						
		Ixtenco	Cabañas	Caseta 5	J. M.	Km 73	Km 69	Albergue
APIACEAE	<i>Eryngium carlinae</i>		X			X	X	
ASCLEPIADACEAE	<i>Asclepias nota</i>	X						X
ASPLENIACEAE	<i>Asplenium monanthes</i>	X	X					
ASTERACEAE	<i>Baccharis conferta</i>	X	X	X	X	X	X	X
	<i>Barkleyanthus salicifolius</i>	X			X	X	X	X
	<i>Bidens serrulata</i>							X
	<i>Cirsium ehrenbergii</i>			X				
	<i>Cirsium subuliforme</i>		X					
	<i>Erigeron galeottii</i>		X					
	<i>Eupatorium glabratum</i>			X				
	<i>Fleischmannia pycnocephala</i>		X		X	X	X	
	<i>Gnaphalium bourgovii</i>		X		X	X	X	X
	<i>Heterotheca inuloides</i>							X
	<i>Senecio cinerarioides</i>				X			
	<i>Senecio salignus</i>					X	X	
	<i>Senecio lineatus</i>		X			X	X	X
	<i>Stevia monardifolia</i>					X	X	X
BETULACEAE	<i>Alnus acuminata</i>	X	X	X	X	X		X
CAMPANULACEAE	<i>Lobelia irasuensis</i>		X					
	<i>Simphorycarpus microphyllus</i>			X				
CARYOPHYLLACEAE	<i>Stellaria cuspidata</i>		X					
CISTACEAE	<i>Helianthemum glomeratum</i>			X				
COMMELINACEAE	<i>Commelina erecta</i>			X				
CUPRESSACEAE	<i>Cupressus benthamii</i>			X				
ERICACEAE	<i>Arbustus xalapensis</i>	X	X	X	X	X	X	
FABACEAE	<i>Lupinus montanus</i>	X	X	X	X	X	X	X
	<i>Quercus crassipes</i>	X						
	<i>Quercus disophyla</i>		X					
	<i>Quercus glabrescens</i>			X				
	<i>Quercus laurina</i>			X				
GERANEACEAE	<i>Geranium potentillaefolium</i>		X					
IRIDACEAE	<i>Sisyrinchium bracteatum</i>					X	X	
LAMIACEAE	<i>Cunila lythrifolia</i>		X					X
	<i>Salvia elegans</i>		X				X	
	<i>Salvia laevis</i>		X	X				

LOGANIACEAE	<i>Buddleia cordata</i>	X		X	X	X	X	X
	<i>Buddleia parviflora</i>	X	X	X	X	X	X	X
ORCHIDACEAE	<i>Platanthera sparsiflora</i>		X	X				
PINACEAE	<i>Pinus hartwegii</i>				X			
	<i>Pinus leiophylla</i>	X	X			X	X	
	<i>Pinus Montezumae</i>	X	X	X				X
	<i>Pinus pseudostrobus</i>		X	X		X		X
POACEAE	<i>Bromus dolichocarpus</i>							X
	<i>Festuca amplissima</i>	X						
	<i>Muhlenbergia macroura</i>	X	X	X	X	X	X	X
	<i>Stipa ichu</i>	X	X					X
	<i>Zea mayz</i>	X						
ROSACEAE	<i>Prunus serotina</i>	X						
RUBIACEAE	<i>Bouvardia ternifolia</i>	X	X	X				
	<i>Salix paradoxa</i>			X		X		
SCROPHULARIACEAE	<i>Castilleja tenuifolia</i>		X	X	X	X	X	X
	<i>Pentemes roseus</i>		X	X	X	X	X	X
VIOLACEAE	<i>Viola painteri</i>		X					
VISCACEAE	<i>Phoradenron velotinum</i>	X						X

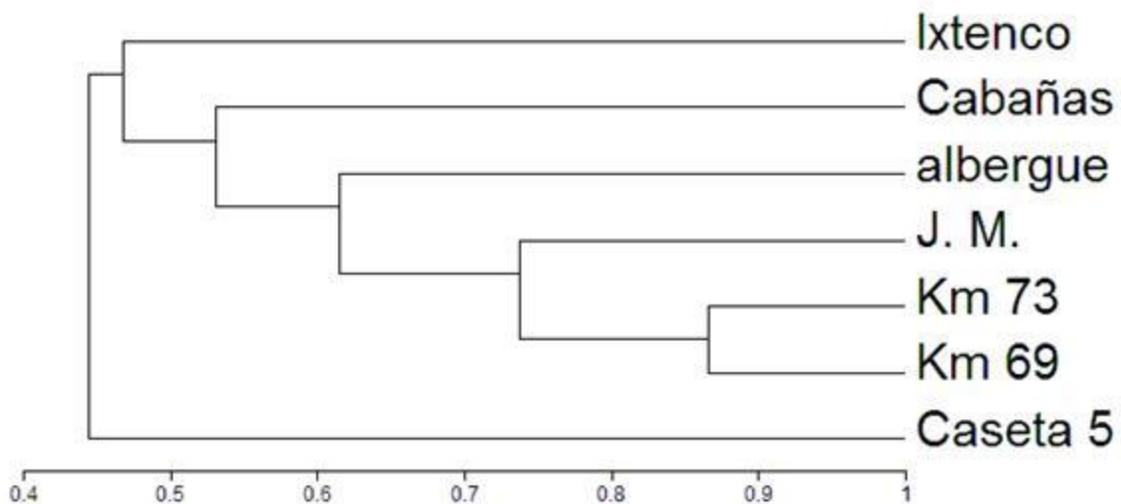


Figura 1.7. Índices de similitud de acuerdo al coeficiente de Sorensen, para los siete sitios donde se establecieron los leks dentro del PNM.

1.5. DISCUSIÓN

En este trabajo se presenta información sobre los leks que forma *C. thalassinus* en el PNM en Tlaxcala. Esta información comprende la disposición espacial y temporal de los individuos dentro de un lek, las características de las perchas que utilizan los individuos, el repertorio vocal de los leks, y algunas de las conductas asociadas a este sistema de apareamiento, así como la composición vegetal presente en los sitios donde se establecieron los leks de *C. thalassinus*.

1.5.1. Organización espacial y temporal de los leks

De acuerdo a los datos obtenidos sobre la distribución espacial de 88 individuos dentro de 11 leks, *C. thalassinus* forma leks que se caracterizan por que los individuos están demasiado dispersos, posiblemente carecen de contacto visual y mantienen contacto auditivo. Gaunt y cols en 1994 menciona que *C. thalassinus* en Costa Rica forma leks dispersos (Gaunt *et al.* 1994). Esta organización espacial “leks explosivos” ya había sido reportada para otras especies de colibríes, *Amazilia candida* (Atwood *et al.* 1991), *Eupetomena macroura* (Pizo y Silva 2001), *Calypte anna* (Powers 1987) y *Stellula calliope* (Tamm y cols. 1989). Para otras especies se han reportado distancias mayores a 15 m, por ejemplo *Campylopterus hemileucurus* (Skutch 1972), *C. curvipennis* (González y Ornellas 2009), *Amazilia amabilis* (Skutch 1972), *A. tzacatl* (Skutch 1981), *Hylocharis eliciae* (Skutch 1972), *H. leucotis* (Skutch 1972), *Phaeochroa cuvierii* (Skutch 1964), *Klais guimeti* (Skutch 1958). Y de 10 m o menos a *Phaethornis superciliosus* (Stiles y Wolf 1979), *P. longuemareus* (Wiley 1971), *P. guy* (Snow 1974, MacDougall-Shackleton y Harbison 1998) y *Selaphorus platycerchus* (Barash 1971). Sin embargo, aunque estos trabajos no mencionan el tipo de lek que forman, señalan que a pesar de las distancias cortas los individuos carecen de contacto visual por la presencia de vegetación densa (Atwood y cols. 1991).

En cuanto al espacio que usan los individuos dentro de un lek, *C. thalassinus* no presenta una disposición espacial entre leks, como se puede observar en la Figura 1.3. Para *P. longuemareus* (Wiley 1971), *P. guy* (MacDougall-Shackleton y Harbison 1998), *E. macroura* (Pizo y Silva 2001) y *C. curvipennis* (González y Ornelas 2009), especies para las que hay una descripción espacial tampoco mencionan una disposición espacial de los individuos. Este

patrón espacial podría estar relacionado con la jerarquía de los integrantes dentro del lek. En algunos casos éstos compiten por posiciones en el centro de la arena, donde el éxito de cópula es mayor que en la periferia (Hovi *et al.* 1994).

Los leks de *C. thalassinus* pueden durar activos entre 10 y 50 días desde el inicio de su formación hasta desintegrarse por completo; sin embargo, por lo general duran 30 días activos, entre el día 10 y el 20 están en el momento cúspide de su actividad, con la mayoría o todos los integrantes. El único estudio que muestra los cambios en un lek a través del tiempo es Pizo y Silva (2001) con *E. macroura*, presentando ubicaciones de territorios para marzo, julio y octubre de 1990 y para febrero de 1991. Según estos autores el tiempo de duración de un lek puede estar delimitado al periodo reproductivo y a la disponibilidad de alimento. Los leks de *E. macroura* del mencionado estudio, se formaron en el campus de una universidad estatal, sitio en el que el lek tuvo recursos alimenticios todo el año. La duración del lek en *C. thalassinus* podría estar delimitado por el movimiento migratorio de las hembras. Según Wagner en 1945, las hembras y los individuos jóvenes realizan movimientos migratorios, mientras que los machos adultos permaneces en sus sitios esperando la siguiente época reproductiva. La temporada reproductiva de *C. thalassinus* se acota a los meses agosto, septiembre, octubre y noviembre (Wagner 1945). En el PNM en Tlaxcala observamos que este periodo se recorre un mes, es de julio a octubre, este periodo de tiempo coincide con el periodo de floración de *P. roseus* (Lara 2006), especie de planta presente en grandes parches en los sitios cercanos a los leks.

Espacial y temporalmente el lek de caseta 5 se estableció en el mismo sitio en 2009 y 2011, los individuos 5 y 54 usaron el mismo espacio (las mismas perchas). Ocurre lo mismo en el sitio J. M., se ubicó en el mismo sitio en 2010 y 2011, los individuos 10 y 65 usaron las mismas perchas. También en el sitio albergue en 2010 y 2011, los individuos 25 y 69, 26 y 72, y 27 y 73 usaron las mismas perchas. A pesar de usar los mismos espacios, incluso perchas, no podemos asegurar que sean los mismos individuos.

1.5.2. Características de las perchas

Las características de las perchas que prefirieron los individuos fueron ramas secas de Pinos, Encinos, *P. serótina*, *A. acuminata*, *B. parviflora*, *B. salicifolius* y árboles totalmente secos. En

sitios más cerrados (Cabañas, Caseta 5, J. M. y Km 69) las alturas de las perchas fueron mayores que en sitios más abiertos (como fue el caso de Ixtenco, Km 73 y albergue) (gráfica B de la Figura 1.4). Ocurre algo similar con la preferencia de la especie de árbol, en sitios más cerrados fue pino y en sitios más abiertos fueron *P. serótina*, *A. acuminata*, *B. parviflora*, *B. salicifolius*, especies que máximo podían alcanzar los 10 m (gráfica B Figura 1.4). Wagner (1945), observo individuos de esta especie usar como percha ramas secas de árboles altos de abetos y encinos. Mientras que, Barrantes y cols (2008), mencionan que en Costa Rica *C. thalassinus* utiliza como perchas árboles de encinos que van de los 8 a los 25 m. y que los individuos se encontraron separados entre 20 y 100 m., algo similar a lo que observamos para la misma especie en el PNM, en Tlaxcala.

Gaunt y cols (1994) mencionan que en Costa Rica *C. thalassinus* usualmente prefiere árboles altos de *Quercus* para posarse y cantar. En nuestro estudio, y posiblemente porque los leks se establecieron en sitios de disturbio en el exterior de la reserva, las áreas abiertas en esta zona parecen ser el sitio idóneo para que el sonido tenga una mejor dispersión. Estar en sitios altos permite que el sonido de su canto viaje mayor distancia como primera opción para atraer a las hembras y aunado a la posición expuesta al momento de tenerlas cerca aumentaría su probabilidad de ser elegidos para aparearse.

El número de perchas que utilizó comúnmente *C. thalassinus* fue de dos (en su mayoría). Wagner (1945) menciona que los machos presentes en un territorio pasaban de una percha a otra exhibiendo sus llamados desde éstas. El número de perchas que pueda tener un individuo podría estar relacionado con el tiempo de permanencia dentro del lek. Ya que como menciona Wiley (1970), si un ave estrictamente se limita a un área pequeña, por lo general a una percha, esta localización podría proporcionar una identificación muy personal a cada individuo.

1.5.3. Repertorio vocal y conductas asociadas al lek

Los individuos que formaron parte de un lek cantaron sobre sus perchas desde el amanecer y durante todo el día, con una disminución de actividad por la tarde. Cuando el clima fue frío, con lluvia o nublado algunos individuos disminuyeron su actividad y otros dejaron de cantar

por completo. Esta conducta ya había sido mencionada por Wagner (1945) en su estudio realizado a *C. thalassinus* en los alrededores del Valle de México.

Durante el tiempo que permanecieron los leks, los individuos que los conformaron entonaron de tres a cinco notas distintas, acumulando un repertorio vocal de 24 notas dentro de los leks (canto estático) y una nota en el canto de forrajeo (Figura 1.5 y 1.6). Según Wagner (1945), *C. thalassinus* hace llamados cortos que repite continuamente de forma monótona por lo que no podría llamarse canto. Estos llamados los presentan como tres formas de expresión: el primero, lo realiza posado sobre una rama expuesta *huit ti titatia; huit tita, tetahuit tetahuit* y *teta tetuit tetahuit*, de forma continua y poco intensa. El segundo, con mayor intensidad y fuerza *ahuit ahuit ta ta* y *huit ti ta huit ti ta* girando la cabeza de un lado a otro. Y tercero, repite continuamente *huita huita* girando la cabeza de un lado a otro, al mismo tiempo levanta las plumas de la cabeza y la espalda. Otro llamado que no menciona en estas tres formas de expresión es el de vuelo, el cual es un *itta itta* o un *huita huita* repetitivo (Wagner 1945), este puede ser el canto de forrajeo que se registró en el PNM en Tlaxcala.

En dos estudios sobre variación vocal en *C. thalassinus* (Gaunt y cols. 1994, Barrantes y cols. 2008) se ha mencionado que esta especie presenta un canto complejo en su composición de notas, aunque no se había detallado para ningún sitio cuantas notas son las que forman este repertorio. En el presente trabajo podemos observar la variedad de notas distintas que entonan, haciendo el canto estático complejo.

1.5.4. Vegetación en las zonas de lek

El establecimiento de los leks coincide con la perimetral del PNM, tal como se puede observar en la figura 1.1. Este camino comprende una franja de bosque de pino en recuperación que se encuentra entre el macizo boscoso y las zonas de cultivo, en esta zona se pueden observar distintos estratos y espacios abiertos. Nuestros datos sugieren que este tipo de ambientes son los preferidos por *C. thalassinus* para establecer los leks. Una franja que va de los 2800 a los 3060 msnm, altitud en la que se establecieron los leks.

Además de coincidir con la perimetral del PNM y el bosque de Pino en recuperación con zonas abiertas, en estos sitios se encuentran abundantes parches de *P. roseus* (Lamiaceae), especie de planta que coincide con la formación de los leks de *C. thalassinus*. Esta especie de

planta es utilizada como recurso alimenticio, y típicamente los leks se establecieron en zonas cercanas a parches de esta planta.

Tal como lo sugiere Wagner para el Valle de México (1945) y como lo observamos en el PNM en Tlaxcala, *C. thalassinus* establece sus leks en zonas con vegetación secundaria, los cuales son bordes, entre el bosque y las zonas de cultivo. Sitios con zonas abiertas, árboles altos y expuestos. Estas características podrían promover una mejor transferencia del sonido emitido por los machos y/o que las hembras puedan identificar con mayor facilidad la ubicación de dicho emisor. En este sentido la falta de información es evidente, las pocas descripciones de leks en colibríes pasan por alto el tipo de vegetación o las características que los organismos usan para establecerse.

CAPÍTULO II

ESTRUCTURA, ORGANIZACIÓN Y VARIACIÓN VOCAL EN LOS LEKS FORMADOS POR *Colibri thalassinus* (Trochilidae)

2.1. INTRODUCCIÓN

Las vocalizaciones son sonidos emitidos por las aves, e incluyen tanto el canto como los llamados. Históricamente, los estudios sobre vocalizaciones han sido más extensivos en oscines y psitácidos (Yang y cols. 2007). Sin embargo, los colibríes también pueden emitirlos. Por ejemplo, aunque se pensaba que los colibríes emitían llamados simples (Johnsgard 1997), ahora se sabe que hay algunas especies que emiten cantos complejos (Ficken y cols. 2000) y que estos cantos difieren de los llamados (Ornelas y cols. 2002).

La variación vocal puede ser ampliamente estudiada en colibríes, debido a que hembras y machos vocalizan en diferentes contextos (Wiley 1971, Gaunt y cols. 1994, Ficken y cols. 2000). Asimismo, el rango de variación en los cantos de colibríes se da entre individuos (Gaunt y cols. 1994), intraespecíficamente (Wiley 1971, Atwood y cols. 1991) e interespecíficamente (Gaunt y cols. 1994, Ornelas y cols. 2002). A pesar de esto, las características acústicas, estructura, organización, repertorio, función y evolución del canto son desconocidos para la mayoría de las especies de colibríes.

La variación en el canto ha sido documentada para especies de colibríes que forman y no forman leks (Snow 1968, Gaunt y cols. 1994, González y Ornelas 2005, Yang y cols. 2007). Los estudios dirigidos en leks o poblaciones separadas por varios kilómetros, han estado generalmente centrados en variación del canto como consecuencia del aprendizaje, y sugerido la formación de vecindarios vocales (Wiley 1971, Stiles y Wolf 1979, González y Ornelas 2009). Estos vecindarios vocales han sido raramente estudiados, y los resultados obtenidos hasta ahora han encontrado dentro de los vecindarios vocales variación acústica que incluye diferencias en la estructura del canto (Wiley 1971, Gaunt y cols. 1994, Pizo y Silva 2001, Ferreira y cols. 2006), variación en los tipos de notas o sílabas (Yang y cols. 2007), o diferencias en la frecuencia de los armónicos (MacDougall-Shackleton y Harbison 1998).

2.2. ANTECEDENTES

En la actualidad existen estudios extensivos en cuanto a las vocalizaciones, llamados y cantos en aves oscines (Passeriformes). Sin embargo, existen pocos análisis detallados para colibríes, ya que, durante mucho tiempo se pensó que los colibríes tenían llamados y cantos simples

(Johnsgard 1997). Sin embargo, algunas especies tienen cantos complejos y pueden incluso aprender cantos nuevos (Baptista y Schuchmann 1990, Gaunt y cols. 1994).

Aunque las vocalizaciones de muchas aves aún no han sido descritas, los primeros tres estudios utilizando sonidos y espectrogramas fueron publicados en 1953 por Borrer y Reesen, Kellogg y Stein y por Collias y Joos según Baptista y Gaunt (1994). Posteriormente, siguieron estudios con distintas especies de aves, por ejemplo: *Alauda arvensis*, *Spizella passerina*, *S. atrogularis*, *Aimophila quinquefasciata*, *Junco hyemalis* y *Melospiza melodia* (Baptista y Gaunt 1994). En cuanto a colibríes, los estudios abarcan principalmente características acústicas del canto, estructura, organización, repertorio, variación y función conductual de las vocalizaciones. Actualmente hay estudios para las siguientes especies de colibríes: *Aphantochroa cirrhochloris*, *Campylopterus curvipennis*, *Calypte anna*, *C. costae*, *Colibri corunscans*, *C. thalassinus*, *Glaucis hirsute*, *Lampornis amethystinus*, *L. clemenciae*, *Phaethornis guy*, *P. longuemareus*, *Eupetomena macroaura* y *Amazilia candida* (Snow 1968, Wiley 1971, Attwood y cols. 1991, Gaunt y cols. 1994, MacDougall y Harbison 1998, Ficken y cols. 2000, Pizo y Silva 2001, Ornelas y cols. 2002, González y Ornelas 2005, Ferreira y cols. 2006, Yank y cols. 2007, Barrantes y cols. 2008, Williams y Houtman 2008).

Uno de los primeros estudios sobre vocalizaciones en colibríes fue realizado por Snow (1968), quien observó variación microgeográfica en el canto de *P. longuemareus* (un colibrí ermitaño), donde los machos integrantes de un mismo lek presentaron cantos similares y que diferían de otros leks. Posteriormente, Wiley (1971) confirmó para la misma especie un patrón similar e hipotetizó que “los cantos elaborados y exhibidos en sitios relativamente oscuros pueden funcionar (en lugar de un plumaje conspicuo) como una manera de comunicación intra-específica a grandes distancias”, y realizó una diferenciación de cantos entre grupos de esta especie.

Gaunt y cols. en 1994, demostraron que los machos del género *Colibri* comparten tipos de cantos. Para ello, realizaron su estudio con poblaciones (agregaciones o vecinos) de *C. corunscans* y *C. thalassinus* en Ecuador y Costa Rica. Observaron que los machos vecinos cantan los mismos cantos y conforme va incrementando la distancia entre vecinos estos cantan distintos tipos de cantos; y sugieren que la variación geográfica en el canto es debida a factores culturales y de aprendizaje. En un estudio similar, MacDougall y Harbison (1998),

examinaron la variación espacial y temporal en el comportamiento de canto de los leks de *P. guy*, y correlacionaron los cantos de distintos machos con el de sus vecinos. Ellos encontraron variación significativa entre los territorios en la cantidad de tiempo que los machos emplean para cantar y el número total de cantos producidos. Asimismo, sugieren que sus resultados podrían deberse a la ubicación del territorio dentro del lek, ya que los machos que se encontraban en el centro cantaban por más tiempo y producían más notas que los machos que estaban en la periferia (MacDougall y Harbison 1998).

Ficken y cols. en el 2000, documentaron la complejidad, organización y función de los cantos de *L. clemenciae* en dos sitios en el sureste de Arizona, encontrando ligera variación entre las poblaciones. Sus resultados sugirieron que los colibríes tienen vocalizaciones complejas las cuáles realizan en vegetaciones densas. En otra especie del mismo género, Ornelas y cols. (2002), analizaron los despliegues aéreos y las vocalizaciones más comunes de *L. amethystinus*, bajo diferentes contextos de comportamiento y durante la época reproductiva en el oeste de México. En este trabajo, identificaron cuatro tipos de vocalizaciones: (1) llamado territorial, (2) llamado de alimentación, (3) llamado de despliegue, y (4) canto. Las comparaciones entre congéneres indicaron similitud en la complejidad del canto. Sus resultados sustentan la hipótesis de que la evolución de señales acústicas diversas están más favorecidas, independientemente de las características del hábitat, por las complejas interacciones de forrajeo que los colibríes experimentan cada día ya que necesitan comunicación intra e inter-específica (Ornelas y cols. 2002).

En otro estudio, los mismos autores evaluaron los cantos de *C. curvipennis* en seis localidades del centro de Veracruz, México (Ornelas y cols. 2005). Al analizar la estructura, y variación dentro y entre grupos de la misma región geográfica, encontraron conductas y cantos acústica y estructuralmente complejos. Los cantos individuales que registraron estaban compuestos por más de 45 sílabas diferentes, y en total encontraron 239 sílabas en los distintos grupos de canto, resultados que denotaron variación entre individuos y entre grupos de esta especie.

Entre los estudios más recientes sobre vocalizaciones en colibríes se encuentra el de Ferreira y cols. (2006), quienes examinaron las vocalizaciones y los comportamientos asociados a un colibrí tropical (*A. cirrhochloris*) y a un colibrí ermitaño (*G. hirsutus*). En estas

dos especies se ha demostrado que tienen activada el área del cerebro encargada del canto, además son las especies basales tanto de los colibríes tropicales como de los ermitaños, por lo que representan las primeras etapas de la comunicación vocal en colibríes. Los resultados obtenidos en este estudio, demostraron que las dos especies exponen distintas vocalizaciones y comportamientos, *A. cirrhochloris* presenta más modulaciones que utiliza durante interacciones antagónicas, y *G. hirsutus* tiene tonos más altos y menor número de enfrentamientos agresivos. Asimismo, Yang y cols. (2007), examinaron la compartición de cantos y los patrones de variación en machos de *C. anna*. Cada macho evaluado cantó entre tres y seis sílabas y el tamaño de repertorio en promedio fue de 5.1 sílabas, en total identificaron 38 tipos de sílabas en la población muestreada, las cuales pudieron clasificarse en cinco categorías. Cada categoría de sílabas presentó variación microgeográfica entre individuos.

En 2008 Williams y Houtman, caracterizaron la estructura del canto de *C. costae*, e identificaron rasgos del canto que varían entre machos. Grabaron más de 300 cantos de 26 individuos, y encontraron que el canto tiene una duración promedio de 2.5 s y presenta una estructura estereotipada, que consta de cuatro elementos en una secuencia invariable. El canto puede presentarse una sola vez o repetirse muchas veces en un evento. Todos los rasgos del canto que fueron medidos presentan variación significativa entre individuos. Barrantes *et al.* en 2008 estudiaron la variación de las características acústicas y temporales de los cantos estáticos de machos de *C. thalassinus* en una sola población de Costa Rica. El canto estático de los 19 machos grabados fue extremadamente variable, los cantos tuvieron dos elementos o sílabas: la primera sílaba estuvo exclusivamente al inicio de cada canto, y la segunda estuvo una, dos o tres veces en el canto de diferentes machos. Los machos de la población estudiada tienen cuatro tipos de cantos que difieren en características acústicas y temporales.

Finalmente, González y Ornelas en 2009 reportan la variación del canto entre machos territoriales en una asamblea de canto durante cuatro años en *C. curvipennis*. Esta variación se observó en la composición de las sílabas, a pesar de esto, el análisis de agrupamiento clasificó los cantos en tres vecindarios vocales y esto fue consistente en el tiempo sugiriendo fidelidad al sitio y a los territorios, demostrando así la existencia y persistencia de vecindarios vocales en leks de *C. curvipennis* (González y Ornelas 2009).

Toda la información antes mencionada, nos ofrece un panorama sobre la organización, complejidad y variación vocal de los colibríes. Así mismo, nos sugiere un importante efecto de la distribución geográfica, el hábitat utilizado por las especies, los contextos donde se expresan y la capacidad de aprendizaje. Sin embargo, no contemplan que el repertorio, la estructura y organización vocal podría jugar un importante papel en la conformación de los vecindarios vocales por parentesco o por selección sexual (González y Ornelas 2009). Por lo tanto, en este trabajo nos planteamos describir el repertorio, la estructura, organización, variación del repertorio vocal en leks formados por *C. thalassinus* en la Malinche Tlaxcala.

2.3. MÉTODO

2.3.1. Área de estudio

El trabajo de campo se realizó en el Parque Nacional La Malinche (PNM), ver la descripción del sitio en el capítulo I (Figura 1.1).

2.3.2. Especie estudiada

La especie modelo utilizada para este capítulo fue *Colibri thalassinus*, ver la descripción en el capítulo I (Figura 1.2).

2.3.3. Grabación y análisis de los cantos

La grabación de cantos se llevo a cabo en 2009, 2010 y 2011, durante la temporada reproductiva de *C. thalassinus*, que es de agosto a octubre en el PNM. Grabé a la mayor cantidad de individuos de *C. thalassinus* que estuvieron integrando un lek. Para realizar las grabaciones se utilizaron dos grabadoras digitales SONY PCM-M10, una grabadora análoga Tascam DA-P1, un micrófono Sennheiser MKH-70, audífonos y cassetes.

Para analizar la estructura del canto, organización y la variación acústica en un mismo individuo, dentro de un lek y entre leks se analizó un minuto de cada grabación con el programa Raven (Charif y cols. 2008). La frecuencia de muestreo fue de 44,100 Hz y los espectrogramas se hicieron con un filtro de banda ancha de 349.7 Hz y una longitud de 512 puntos (resolución temporal de 5.805 ms).

2.3.4. Repertorio vocal

Al examinar cada uno de los cantos de todos los individuos grabados registramos el número total de notas distintas, lo cual formó el repertorio de los machos de *C. thalassinus* en el PNM durante la época reproductiva.

2.3.5. Estructura del canto

Para conocer la estructura examiné e identifiqué los componentes que integran el canto de *C. thalassinus*, para esto registramos lo tipos de notas que cantan, si forman frases (conjunto de notas), el número de notas, el orden en que entonan las notas (Figura 2.1), y para cada nota medimos las variables definidas a continuación (Tabla 2.1).

Tabla 2.1. Listado de variables medidas con el programa Raven 1.3 y sus definiciones.

Variable	Definición
Bandwidth	Es la frecuencia máxima menos la frecuencia mínima.
Duración de la nota	Es el tiempo en que finalizo una nota menos el tiempo en que inicio la misma nota.
Energía	Todo el espectro que genera un sonido para dar forma a una nota.
Frecuencia máxima	Es el máximo volumen en el que se entona una nota.
Frecuencia mínima	Es el mínimo volumen en el que se entona una nota.
Intervalos de silencio	Espacios en donde no se entona ninguna nota.
No. de notas	Total de notas distintas entonadas por un individuo.
Máxima potencia	Es el punto más oscuro del espectro del sonido.

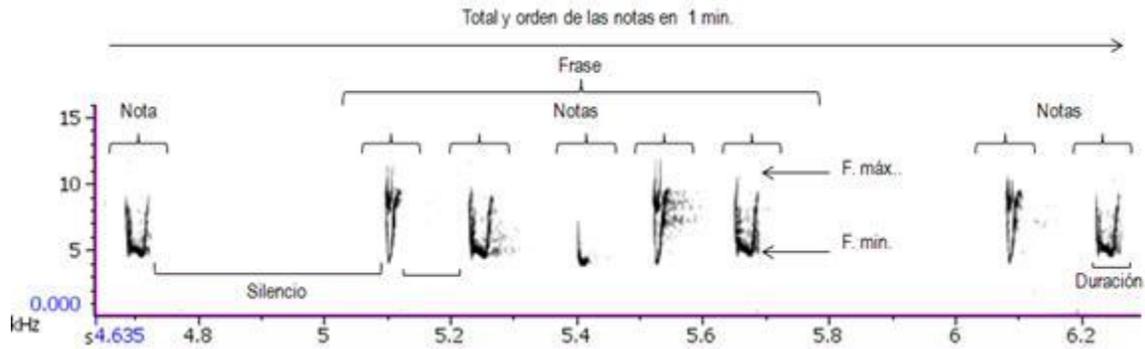


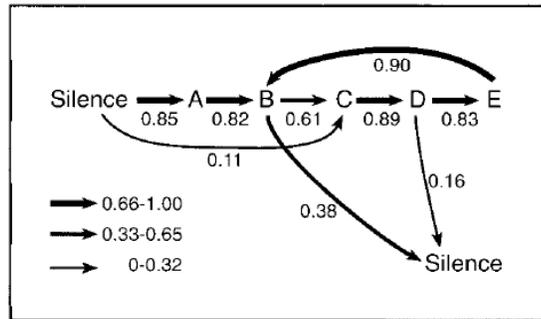
Figura 2.1. Fragmento de un canto de *C. thalassinus*, donde se muestran los componentes y algunas de las medidas que se tomaron.

2.3.6. Organización del canto (Sintaxis)

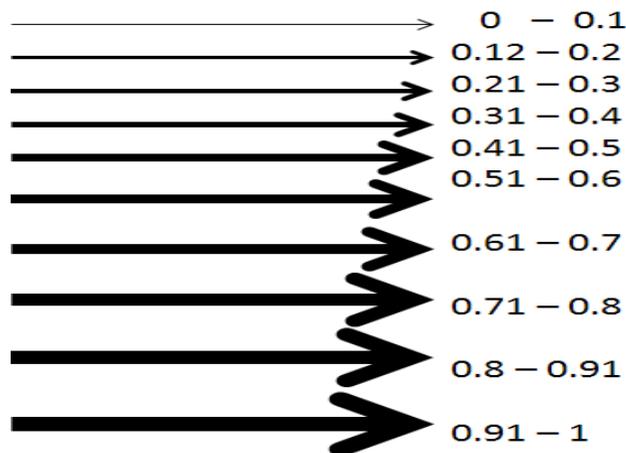
Para tener la organización de las notas en el canto obtuvimos la secuencia de las notas en 1 min, anotamos el número de notas y se hicieron las combinaciones posibles (A-A, A-B, A-C, B-B, B-C, B-A, C-C, C-B, C-A). Para cada combinación tenemos el número total de ocurrencia así como el número total de transiciones en el min, y con estos valores podemos calcular la probabilidad de ocurrencia con la siguiente fórmula.

$$T_{\text{ocurrencia}} = \frac{\# \text{ total de ocurrencia de un tipo de transición}}{\# \text{ total de ocurrencia de todas las transiciones}}$$

Al tener la probabilidad de ocurrencia de cada combinación podemos hacer un diagrama cinemático para explorar la organización de las notas en el canto de cada individuo y analizar la sintaxis (el orden en que entonan las notas). El grosor de las flechas indica la probabilidad de ocurrencia (Ficken y cols. 2000), como se muestra en la siguiente imagen.



Tanto la probabilidad como los diagramas cinemáticos se realizan de forma manual, por lo que la escala en el grosor de las flechas es arbitraria. Para este trabajo nuestra escala en los diagramas cinemáticos fue la mostrada a continuación, indicando la probabilidad de ocurrencia:



Para cada individuo se realizaron todas las grabaciones posibles en distintos momentos a lo largo del día. Se grabaron distintos individuos de cada lek, intentando grabar a todos los individuos que lo estuvieron formando, procurando realizar todas las grabaciones de un individuo el mismo día. Los individuos grabados se indican en el capítulo I.

2.3.7. Variación vocal individual y entre individuos

La variación de los cantos en *C. thalassinus* fue medida en el mismo individuo, dentro de cada lek y entre leks. Para esto tomamos en cuenta las características estructurales y variables antes mencionadas (Figura 2.1 y Tabla 2.1).

Para analizar la variación en el mismo individuo se registró el tipo y número de notas que entonaron en varias grabaciones a lo largo del día y se realizaron pruebas no paramétricas (Kruskal-Wallis) para explorar la variación de distintas grabaciones de un individuo, para este análisis se utilizó el programa STATVIEW (Abacus Concepts, Berkeley, California).

Para evaluar la agrupación de individuos de acuerdo al canto (notas que entonaron) se realizó un cluster análisis basado en la presencia-ausencia de las notas (McGarigal y cols. 2000).

2.4. RESULTADOS

2.4.1. Grabación y análisis de los cantos

En total se obtuvieron 380 grabaciones de 69 individuos que formaron parte de un lek en el PNM (Tabla 2.2). En total se analizaron cantos de 65 de los 69 individuos, cuatro individuos no se analizaron por la mala calidad de los audios.

2.4.2. Repertorio vocal

El número total de notas que conformó el repertorio de los machos que formaron leks fue de 41 (Figura 2.2a, 2.3). Estas notas son entonadas por los individuos al estar en su percha formando parte de un lek y solo una de estas notas (AN) es entonada durante el forrajeo (Figura 2.2. b). Solo dos individuos (16 y 17) integraron la nota del canto de forrajeo a su repertorio (Figura 2.2. b).

2.4.3. Estructura del canto

El canto de los machos de *C. thalassinus* que conforman un lek es constante, pueden pasar en una percha cantando hasta 25 min seguidos. Sin embargo, las notas que entonan son muy cortas, en promedio no sobrepasan los 0.05 segundos, y entonan de 80 a 230 notas por minuto,

formando frases con 2, 3, 4 y hasta 5 notas (ANEXO II). El promedio de las Frecuencia máxima de las notas fue de 9626.025 KHz y la mínima de 3691.197 KHz. Los intervalos de silencio duraron en promedio 0.311 s (Tabla 2.3). Estas características fueron diferentes entre individuos debido a las notas que conformaron su canto (ANEXO III). Estructuralmente las notas están bien definidas (Figura 2.2 y ANEXO II). Por la duración de las notas, los individuos pueden entonar hasta 6 notas por segundo.

2.4.4. Organización del canto (Sintaxis)

De acuerdo a la sintaxis, un individuo entona las mismas notas a lo largo del día, con un orden de entonación muy similar, varía muy poco, y la probabilidad de ocurrencia de una transición a otra son muy parecidas. Como ejemplo se puede ver el canto del individuo 26 (Figura 2.4), quien hizo cuatro transiciones principalmente: para la primera grabación tiene los siguientes valores $C-A=0.3956$, $A-C=0.2087$, $B-C=0.1868$ y $A-B=0.1758$, para la segunda grabación tiene $C-A=0.3552$, $A-C=0.1973$, $B-C=0.1842$, $A-B=0.1907$, y para la tercera grabación tiene $C-A=0.3910$, $A-C=0.2179$, $B-C=0.1666$ y $A-B=0.1794$. Un individuo canta lo mismo y lo cantan de la misma manera a lo largo del día.

Sin embargo, la sintaxis entre individuos que entonan las mismas notas si es variable, varios individuos pueden cantar las mismas notas, pero el orden en que las cantan es distinto, como se observa en el ejemplo de la Figura 2.5. Varios individuos cantan lo mismo, pero no lo cantan igual (ANEXO IV).

2.4.5. Variación vocal individual y entre individuos

La variación vocal de los individuos de *C. thalassinus* dentro de los leks es grande, ya que entonan distintas notas entre ellos, aunque algunos individuos comparten el mismo canto (Figura 2.3).

Para los análisis de la variación vocal en un individuo, usamos 49 grabaciones que pertenecieron a 16 individuos, y cada individuo fue representado por 2, 3 o 4 grabaciones realizadas a lo largo del día.

En el análisis realizado (Kruskal-Wallis) para explorar si existía variación de las variables medidas entre las distintas grabaciones de un mismo individuo, encontramos que no

hay variación vocal, y el individuo entona las mismas notas con la misma estructura (i.e. duración de las notas, F. min, F. máx., energía, silencios) a lo largo del día (Tabla 2.4).

La formación de estos grupos de canto (Figura 2.5) se observa en el análisis de agrupamiento realizado con la presencia-ausencia de las notas por individuo (Figura 2.6), y de acuerdo a la similitud de notas que entonan se forman grupos de cantos (A B C, E G O, I S U, I R S U, D E F, G H I). En este análisis podemos detectar más grupos debido a que solo usamos la variable “notas”.

Tabla 2.2. Número de individuos grabados en cada uno de los leks que se establecieron en el PNM en tres años de observación.

Año	lek	No. Integrantes	No. Ind grabados
2009	Caseta 5	8	8
2010	J M	6	1
	Km 69	8	6
2011	Albergue	4	3
	Ixtenco	13	10
	Cabañas	10	8
	Caseta 5	10	8
	J M	7	7
	Albergue	7	5
	Km 69	8	6
Km 73	7	7	



Figura 2.2. Repertorio, a) de los machos de *C. thalassinus* que formaron parte de un lek, y b) nota del canto de forrajeo.

Tabla 2.3. Variables medidas de los cantos de *C. thalassinus*. La tabla muestra los promedios \pm el error estándar.

Variables	Media \pm Error estándar		
Bandwidth (KHz)	1326.521	\pm	44.852
Duración (s)	0.048	\pm	0.005
Energía (dB)	71.23	\pm	0.622
Frecuencia máxima (KHz)	9625.025	\pm	98.087
Frecuencia mínima (KHz)	3691.197	\pm	63.418
Intervalos de silencio (s)	0.311	\pm	0.013
No. de notas	3.215	\pm	0.068
Pico del poder (KHz)	84.526	\pm	0.682

Tabla 2.4. Análisis Kruskal-Wallis para determinar diferencias entre seis variables del canto interior de cada individuo de *C. thalassinus* grabado. Se indican los valores de la prueba (H) y el valor de (P). La n es el número de grabaciones por individuo.

Individuos	Duración (s)		F. min. (KHz)		F. máx. (KHz)		Energía (dB)		IQR BW (KHz)		Silencio (s)	
	H	P	H	P	H	P	H	P	H	P	H	P
16 n=4	12.857	0.4589	13	0.4478	13	0.4478	13	0.4478	13	0.4478	13	0.4478
17 n=3	10.885	0.453	11	0.4433	11	0.4433	11	0.4433	11	0.4433	11	0.4433
18 n=4	11	0.4433	11	0.4433	11	0.4433	11	0.4433	11	0.4433	11	0.4433
20 n= 3	10.808	0.4595	11	0.4433	11	0.4433	11	0.4433	11	0.4433	11	0.4433
22 n=2	5	0.4159	5	0.4159	5	0.4159	5	0.4159	5	0.4159	5	0.4159
23 n= 2	6.917	0.4376	7	0.4289	7	0.4289	7	0.4289	7	0.4289	7	0.4289
25 n=4	14.934	0.4562	15	0.4514	15	0.4514	15	0.4514	15	0.4514	15	0.4514
26 n=3	7.933	0.44	8	0.4335	8	0.4335	8	0.4335	8	0.4335	8	0.4335
27 n=4	10.885	0.453	11	0.4433	11	0.4433	11	0.4433	11	0.4433	11	0.4433
29 n=3	7.8	0.4532	8	0.4335	8	0.4335	8	0.4335	8	0.4335	8	0.4335
30 n=3	7.933	0.44	8	0.4335	8	0.4335	8	0.4335	8	0.4335	8	0.4335
69 n=3	7.867	0.4466	8	0.4335	8	0.4335	8	0.4335	8	0.4335	8	0.4335
70 n=3	10.808	0.4595	11	0.4433	11	0.4433	11	0.4433	11	0.4433	11	0.4433
71 n=3	8	0.4335	11	0.4433	11	0.4433	11	0.4433	11	0.4433	11	0.4433
72 n=3	7.933	0.44	8	0.4335	8	0.4335	8	0.4335	8	0.4335	8	0.4335
74 n=2	5	0.4159	5	0.4159	5	0.4159	5	0.4159	5	0.4159	5	0.4159

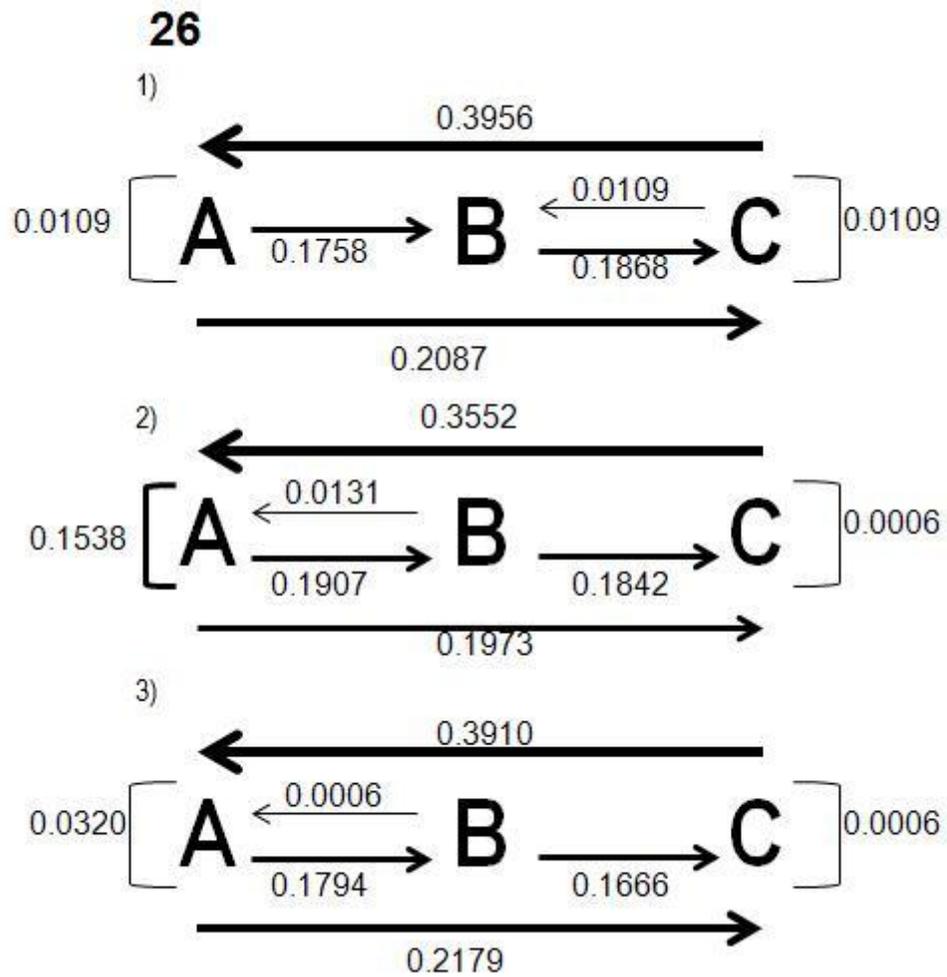


Figura 2.4. Organización de las notas que entonó el individuo 26 en tres momentos del día (tres grabaciones distintas)

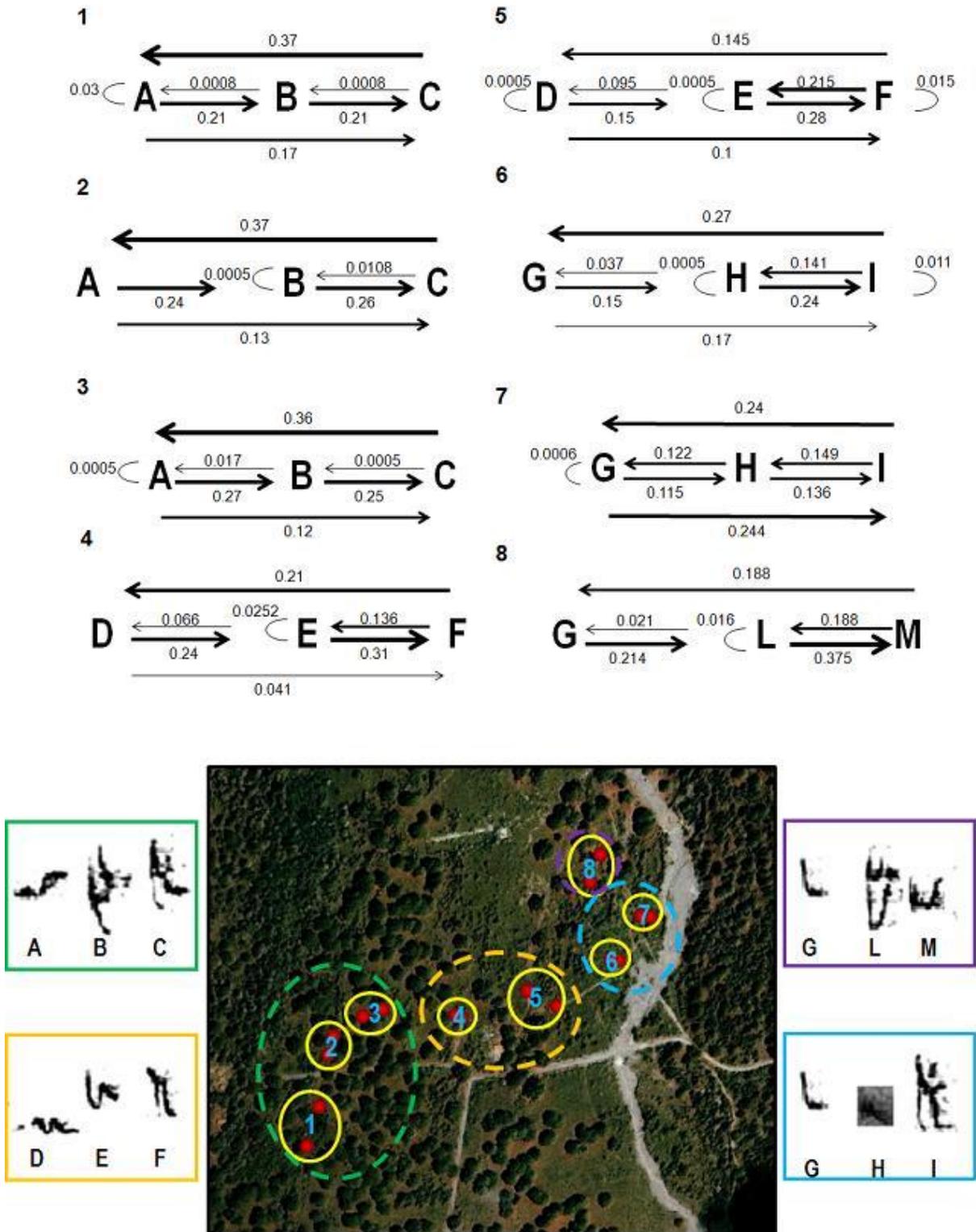


Figura 2.5. Organización de las notas que entonaron ocho individuos (1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8) que formaron parte de un lek; y ubicación espacial de cada individuo.

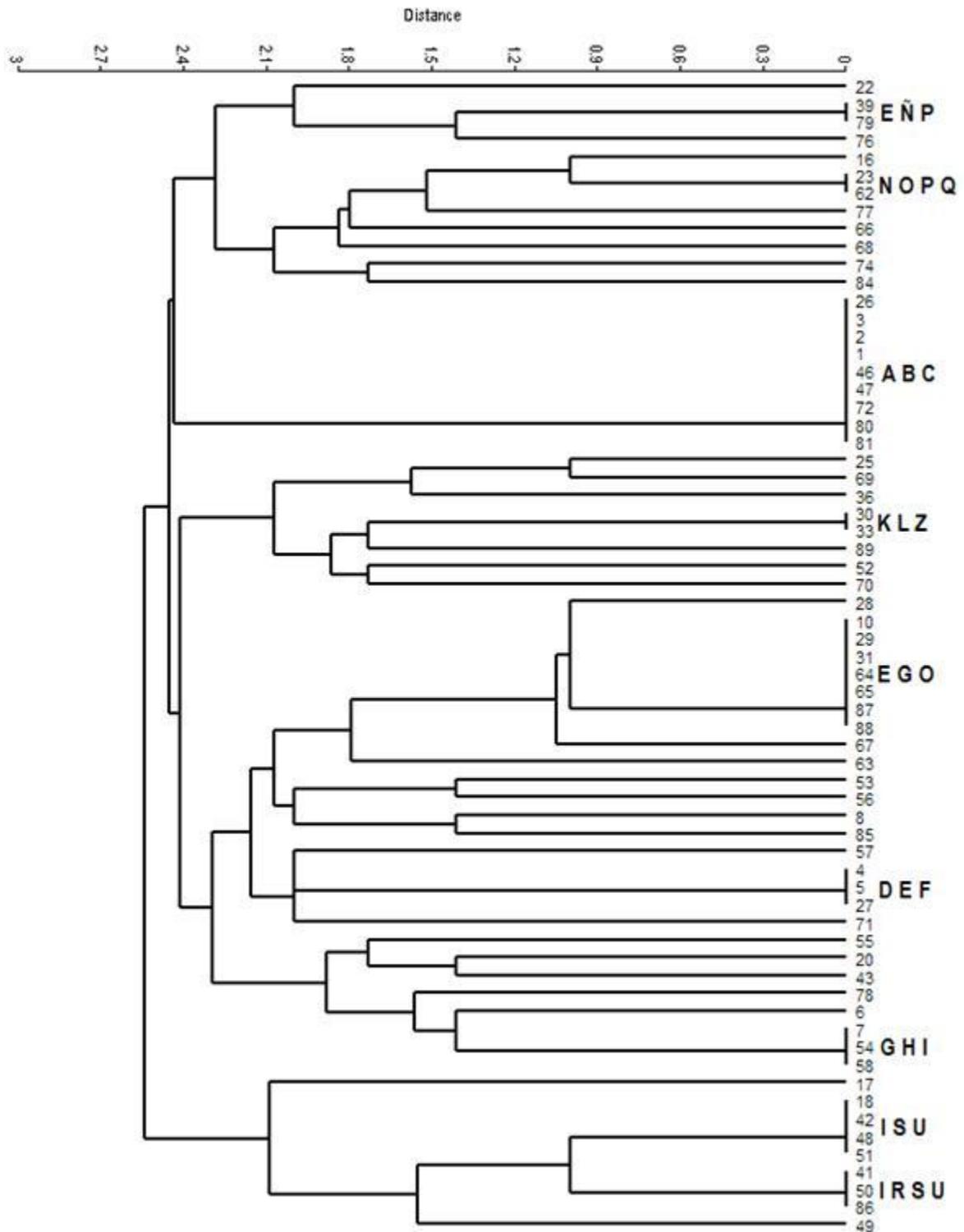


Figura 2.6. Dendrograma resultado del análisis de agrupamiento realizado con base en la presencia - ausencia de las notas por individuo en distintos años

2. 5. DISCUSIÓN

En este segundo capítulo presentamos información sobre la variación vocal de los individuos de *Colibri thalassinus* que formaron parte de algún lek en el PNM en Tlaxcala. Esta información comprende el repertorio vocal, la estructura y la organización (sintaxis) del canto en distintas grabaciones de un individuo, entre grupos de canto (leks o vecindarios) y entre todos los individuos grabados. También presentamos un apartado para analizar la variación vocal individual y entre individuos. A continuación se discutirá cada uno de los aspectos mencionados que son resultado de este trabajo y mencionaremos a otros estudios que nos han antecedido.

2.5.1. Repertorio vocal

En total registramos 41 notas distintas que conformaron el repertorio vocal (o canto estático) de los machos, mientras formaban parte de un lek (Figura 2.2). Este número de notas distintas hace que el canto de *Colibri thalassinus* sea muy complejo, como lo mencionan Gaunt y colaboradores en 1994.

Inicialmente, Wagner en 1945 mencionó que *C. thalassinus* entona distintos sonidos durante la época reproductiva (*huit ti titatia*, *huit tita*, *tetahui tetahui*, *teta tetui tetahui*, *ahuit ahuit t ata*, *huita huita*, *huit ti ta huit t ata*, *huitta huitta*) lo que podrían ser ± 10 notas distintas. Lo que menciona Wagner es lo que escucho en campo, sin hacer grabaciones de audio ni analizar sonidos. Sin embargo, aunque se ha trabajado con las vocalizaciones o los cantos emitidos por *C. thalassinus*, ninguno de estos trabajos menciona el total de notas o silabas que analiza. Gaunt *et al.* 1994 mencionan la complejidad del canto estático por el número de notas distintas que entonan en un área geográfica pequeña al hacer sus comparaciones con *C. coruscans* (especie que entona una sola nota o dos en forma de cadena con un ritmo regular). En el 2008 Barrantes y colaboradores hablan de tres tipos de cantos entonados por distintos individuos de *C. thalassinus*, estos cantos están formados por dos elementos (notas), pero no menciona si en cada tipo de canto son las mismas notas o diferentes. Aunque no da un número de notas que podría formar el repertorio de *C. thalassinus* para su estudio, si menciona su complejidad al igual que Gaunt. Con nuestro estudio podemos decir que efectivamente *C. thalassinus* presenta un repertorio vocal complejo, por el número

de notas (silabas o elementos) que emplean los individuos en un área de distribución relativamente pequeña.

2.5.2. Estructura del canto

En cuanto a la estructura de las notas que conforman el repertorio que entonan los individuos grabados en el PNM en Tlaxcala, observamos que emiten notas con duración muy corta (0.048 ± 0.005 s), que la frecuencia mínima no es menor a 3691.197 ± 63.418 KHz y que la máxima no sobre pasa los 9625.025 ± 98.087 KHz, que entonan entre 80 y 230 notas por minuto y hasta seis notas por segundo. A lo largo de un canto analizado (1 min) podemos observar que van formando frases de 2, 3, 4 y 5 notas distintas o combinadas por individuo (esto depende del número de notas que entona cada individuo). Los intervalos de silencio son de 0.311 ± 0.013 . En los cantos de esta especie no se observan notas introductorias.

Anteriormente, Barrantes y colaboradores en 2008 mencionaron algunas características estructurales para los cantos estáticos de *Colibri thalassinus*, por ejemplo, que entonan en promedio 64.2 ± 8.8 cantos y 163.6 ± 33.7 elementos (notas) por minuto, que el rango de frecuencias altas y bajas va de 11.6 y 9.08 KHz respectivamente. Este es el único antecedente en cuanto a la estructura del canto de esta especie. Estas diferencias y similitudes pueden deberse a distintos factores que en el aspecto de la estructura de un canto pueden existir diferencias entre poblaciones distintas, esto, porque también se observan diferencias estructurales dentro de una población y más cuando el repertorio es grande, ya que al haber mayor número de notas distintas y con distintas características estructurales aumenta la variación de la estructura del canto en una especie. Como se puede observar en la Figura 2.2, las notas que integran el repertorio de *C. thalassinus* son muy distintas entre si a simple vista lo que implica que estructuralmente también lo sean (en cuanto a su duración y frecuencia). Estas diferencias estructurales que se dan entre individuos no suceden dentro de un mismo individuo a la largo del día, la estructura de las notas es la misma, como se pudo observar al realizar los análisis para explorar si en un individuo a lo largo del día cambiaba la estructura de su canto (Tabla 2.3). Los resultados nos indicaron que no hay cambio, pues en un individuo se mantiene tanto el repertorio como la estructura.

2.5.3. Organización de las notas (sintaxis)

Con Anterioridad mencionamos que *C. thalassinus* tiene un canto complejo por el número de notas distintas que entona, así como por su estructura. Además de lo anterior, esta complejidad sigue persistiendo en la forma en que organiza los elementos en su canto (la sintaxis) al emitirlos. La composición de un canto en esta especie esta dada por la emisión de entre dos a cinco notas distintas y por la forma en que van entonando cada una de ellas (el orden de las notas).

Observamos que el canto en un individuo a lo largo del día esta compuesto por el mismo tipo de notas (cada individuo tiene su repertorio), que no presentan diferencias estructurales, el orden en que las entonan es similar (Figura 2.4 y ANEXO IV), y el orden o sintaxis de un individuo se mantiene a lo largo del día. Es decir que cantan lo mismo (las mismas notas) y lo cantan igual (con muy poca variación). Con ello, podemos decir que cada individuo tiene un canto personalizado que lo identifica dentro de su agrupación.

Debido a que cada individuo tiene su canto, pudimos evidenciar que aunque varios individuos compartan las mismas notas al cantar, la forma en que las organizan al emitirlas es distinta (Figura 2.5). Es decir que aunque canten lo mismo (las mismas notas) no lo cantan igual (sintaxis distinta).

Con estos resultados podemos darnos cuenta de que tan complejo puede llegar a ser la forma de comunicación dentro de una especie. Más aun cuando la especie es monomórfica (machos y hembras con el mismo plumaje), no presenta despliegues aéreos y que posiblemente la única forma de comunicarse e identificarse con el resto de los individuos de su misma especie (machos o hembras) es por el canto. Posiblemente este conjunto de características lleve a una especie a tener un canto complejo. Un canto que los identifique como un individuo.

Anteriormente Ficken y cols. 2000 y Ferreira y cols. 2006 habían estudiado la sintaxis del canto de *L. clemenciae* y de *A. cirrhochloris* y *G. hirsutus* respectivamente. Después de este análisis mencionan que el orden de los elementos en un canto no es al azar. Por ejemplo, si el canto de un individuo lo componen las notas A B y C, las posibles combinaciones que pueden existir en este canto son: A-A, A-B, A-C, B-B, B-C, B-A, C-C, C-B y C-A, sin

embargo, cada combinación tiene su probabilidad de ocurrencia, esto hace que se formen frases que ocurren con mayor frecuencia en el canto y que su orden no sea al azar.

2.5.4. Variación vocal individual y entre individuos

Al conocer la estructura y organización del canto en individuos de *C. thalassinus* pudimos observar que en un mismo individuo el canto se mantiene. Sin embargo, entre individuos existe una gran variación vocal, en la estructura y en la organización de las notas.

Este aspecto del canto ha sido más estudiado que los anteriores, a la fecha nos podemos encontrar con trabajos para *A. cirrhochloris*, *C. curvipennis*, *Calypte anna*, *C. costae*, *C. corunscans*, *C. thalassinus*, *G. hirsute*, *L. amethystinus*, *L. clemenciae*, *P. guy*, *P. longuemareus*, *E. macroaura* y *A. candida* (Snow 1968, Wiley 1971, Attwood y cols. 1991, Gaunt y cols. 1994, MacDougall y Harbison 1998, Ficken y cols. 2000, Pizo y Silva 2001, Ornelas y cols. 2002, González y Ornelas 2005, Ferreira y cols. 2006, Yank y cols. 2007, Barrantes y cols. 2008, Williams y Houtman 2008). Estos trabajos mostraron como se presenta la variación vocal dentro de estas especies. Variación que esta dada por el repertorio y la estructura del canto, así como por la distancia entre los individuos, ya que observaron que cuanto más distantes el canto era más distinto.

Lo que observamos para *C. thalassinus* con base en todas las características estructurales que medimos en su canto, fue que a pesar de ser muy variable de forma individual, en conjunto comparten algunas características que hace que se agrupen (Figura 2.6). Esta agrupación de individuos fue por la estructura del canto más que por la distancia entre individuos. Ya que en una época reproductiva (2011) registramos a individuos de distintos leks entonando las notas A B C (Cabañas: 46 y 47, Albergue 72, y Km 69: 80 y 81). Si tomamos en cuenta a todos los individuos de este estudio vemos que a mayor distancia no hay mayor variación vocal. Pero si nos centramos solo en un lek, vemos que entre individuos más cercanos el canto será más parecido que entre los más alejados (Figura 2.5). De esta forma vemos la formación de vecindarios vocales, agrupación de individuos de acuerdo al canto.

Los resultados hasta el momento nos siguen llevando a plantearnos nuevas interrogantes, por ejemplo, si dentro de un lek observamos toda esta variación, que hace que cada individuo sea reconocido por su canto, esto, debe de jugar un papel importante en la

conformación de un lek, de reconocimiento entre individuos. Esto nos lleva a la formulación de un tercer capítulo, y explorar si *C. thalassinus* es capaz de reconocer por el canto a vecinos y extraños.

CAPÍTULO III

DISCRIMINACIÓN VOCAL EN *Colibri thalassinus* (Trochilidae)

3.1. INTRODUCCIÓN

La discriminación o reconocimiento de vecinos y extraños se ha registrado en una gran variedad de animales territoriales, desde los insectos, anfibios, reptiles, peces, mamíferos y aves (Feng y cols. 2009). La mayoría de los estudios se ha centrado en aves canoras (Stoddard 1996)

Esta conducta de discriminación se ha registrado de forma particular en territorios durante la época reproductiva. El reconocimiento de vecinos y extraños ha sido explicado por el efecto “querido enemigo”, que es definido como una reducción de agresión en animales territoriales hacia individuos familiares, generalmente vecinos (Briefer y cols. 2008). De esta forma ocurre una reducción en la escala de conflicto dentro de un grupo de machos en comparación a la interacción con desconocidos (Skierczynski y cols. 2007). Se ha hipotetizado que el fin de tener la capacidad de reconocer a los vecinos es evitar la pérdida de tiempo y de energía utilizada en defensa de territorio innecesaria (Feng y cols. 2009). El estudio del reconocimiento individual por el canto es pobre en especies de aves canoras con repertorio de canto mediano (6-20 tipos de canto) o repertorio de canto grande (20-200) comparado con aquellas especies con un solo canto o con repertorios pequeños (2-5) (Falls 1982). Varios autores han sugerido que el incremento en el tamaño del repertorio inevitablemente causa un decrecimiento en la habilidad de los receptores a reconocer al emisor (Stoddard y cols. 1991)

Para estudiar la discriminación de vecinos y extraños se han usado distintas formas de reconocimiento, que varían entre los taxa: estas formas incluyen sonidos mecánicos, características visuales, olfatorias o químicas, vocalizaciones complejas (cantos) y llamados (Lovell y Lein 2004). Al analizar el fenómeno lo que se busca es evaluar la capacidad de un organismo para reconocer en su territorio a vecinos y a extraños, y así poder reducir el tiempo y la energía en interacciones innecesarias con los vecinos (Lovell y Lein 2004).

3.2. ANTECEDENTES

La mayoría de los estudios en discriminación de vecinos y extraños se ha centrado en aves canoras territoriales (Lovell y Lein 2004). En ocasiones, la producción de cantos sirve para defender territorios y se cree que la discriminación vocal de vecinos y extraños en estas aves está limitada por el tamaño del repertorio, ya que se cree que repertorios grandes limitan la

capacidad de reconocimiento (Briefer y cols. 2008). En comparación con los oscines, muy pocos han sido los estudios realizados a especies de aves suboscines (solo cuatro). Esto tal vez se deba a que, los dos subórdenes aparentemente difieren en los mecanismos de desarrollo del canto (Lovell y Lein 2004).

Los estudios sobre discriminación de vecinos y extraños han dejado fuera a familias como la Trochilidae. Esta familia se pensaba que tenía cantos simples (Johnsgard 1997). Ahora se sabe que dentro de esta familia existen especies con cantos complejos, que establecen territorios durante la época reproductiva (formando asambleas de canto o leks). Un caso especial es el de *C. thalassinus*. Esta especie de colibrí que según los estudios presentados en esta tesis forman leks y dentro de estos leks se forman vecindarios vocales. En este trabajo hemos encontrado que dentro de un vecindario los individuos tienen el mismo canto, y entre vecindarios el canto es distinto.

Esta variación nos hace pensar que estos individuos deben tener estrategias que los ayuden a regular (o disminuir) las interacciones que ocurren entre individuos de la misma asamblea o lek con individuos externos. Una de esas estrategias podría ser el reconocimiento de vecinos y extraños mediante el canto. *Colibri thalassinus*, al presentar estas características (formación de leks, variación vocal y formación de vecindarios vocales), podría ser una especie que tome como estrategia el fenómeno del “querido enemigo” para evitar o disminuir el número de interacciones agresivas con individuos de su mismo vecindario o lek en comparación con individuos extraños.

Por lo tanto, diseñamos un experimento para poner a prueba a individuos de *C. thalassinus* y analizar su capacidad de discriminación entre cantos de vecinos y extraños.

3.3. MÉTODO

3.3.1. Área de estudio

El experimento se realizó en el Parque Nacional La Malinche (PNM), ver la descripción del sitio en el capítulo I (Figura 1.1).

3.3.2. Especie estudiada

La especie modelo utilizada para este experimento fue *Colibri thalassinus*, ver la descripción en el capítulo I (Figura 1.2).

3.3.3. Experimento de campo: discriminación vocal en *C. thalassinus* (vecinos vs extraños).

Se ubicaron a individuos cantando sobre perchas (lo que nos indicaba que formaban parte de un lek o vecindario, individuos con vecinos cantando) y que tuvieran vecinos cantando. Al ubicar a un individuo con estas características se realizaron los siguientes pasos: 1) se observó al individuo de 5 a 10 minutos, 2) se le puso el primer playback (vecino o extraño, determinando esto al azar), 3) dejamos pasar 5 minutos, 4) se le puso el segundo playback (vecino o extraño, dependiendo del primer playback) y 5) se observó al individuo de 5 a 10 minutos y terminó el experimento. Cada playback tuvo una duración de 3 min., el primer playback se eligió al azar ya sea el de un vecino o el de un extraño y de esto dependió el segundo playback, a cada individuo se le expuso al playback de un vecino y de un extraño. Para esta parte utilizamos una grabadora digital SONY PCM-M10, un mini-amplificador AMP-005, un tripié y audífonos. Los cantos de los colibríes vecinos y extraños fueron obtenidos de las grabaciones realizadas para el capítulo II.

Durante el experimento se realizaron observaciones a los individuos para medir una serie de variables (Tabla 3.1). Este proceso se repitió en todos los individuos que fueron expuestos al experimento.

Tabla 3.1. Listado de las variables que se registraron durante el experimento, en el momento de colocar los playbacks. Las unidades de medida fueron segundos (s), Metros (m) y Frecuencias (No. de vuelos).

Variables medidas
Latencia a dejar de cantar (s)
Latencia de Fuga (s)
Latencia del primer vuelo al emisor (s)
Latencia a cambiar de percha (s)
Latencia a acercarse a 10 m del emisor (s)
Total de tiempo dentro de los 10 m del emisor (s)
Distancia más cercana al emisor (m)
No. de vuelos durante el playback
No. de vuelos después el playback

Para el análisis de los datos obtenidos a partir de las variables medidas (Tabla 9.1) se realizó un análisis de componentes principales (PCA), una técnica estadística de síntesis de la información o reducción de la dimensión del conjunto de datos (número de variables), el cual, identifica las variables significativas y da un enfoque exploratorio y descriptivo de las variables medidas. Los nuevos componentes principales o factores serán una combinación lineal de las variables originales, y además serán independientes entre sí. Posteriormente, se realizó una MANOVA para explorar posibles diferencias en las respuestas de los tratamientos (en este caso, entre vecinos y extraños).

3.4. RESULTADOS

3.4.1. Discriminación vocal (vecinos vs extraños)

El experimento fue realizado a 13 individuos de *C. thalassinus* que formaron parte de un lek en el PNM. De los 13 individuos, a siete se les presentó como primera opción el playback del vecino y como segunda la del extraño, y a seis como primera opción el playback de extraño y como segunda la del vecino.

Los individuos respondieron a los playbacks de diferentes formas: retirándose de su percha, dejando de cantar, cambiando de percha, y acercándose al emisor (buscándolo). Estas respuestas tuvieron distintos patrones entre vecinos y extraños. Las respuestas más fuertes

hacia los cantos de los extraños fueron: latencia de fuga, primer vuelo al emisor, cambiar de percha y total de tiempo dentro de un radio de 10m del emisor (Tabla 3.2).

El análisis de componentes principales (PCA) generó cuatro componentes (PC) explicando el 95.802% de la varianza de las variables de respuesta. El orden de los estímulos no tuvo efecto sobre las respuestas (MANOVA sobre los scores de los cuatro PCs: todos con un valor de $F=3.765$; y un valor de $P= 0.018$). Cuatro de las variables tuvieron un mayor peso para el CP1 (Tabla 3.3), considerando al PC1 como una aproximación a la respuesta de los playbacks. Para los PC2, PC3 y PC4 presentan dos variables con un alto peso respectivamente como respuesta a los playbacks.

Realizamos una MANOVA con los scores de los cuatro PCs para explorar diferencias significativas entre las respuestas hacia vecinos y extraños. Encontramos diferencias significativas entre tratamientos para PC3 ($F=6.434$, $P=0.018$) y PC4 ($F=5.274$, $P=0.031$) (Figura 3.1).

Tabla 3.2. Media \pm el error estándar. Para las latencias y la distancia más cercana al emisor se transformaron los datos de un valor original a un valor posible máximo (240s y 20m, respectivamente). Los valores más grandes indican una respuesta más fuerte.

Variables medidas	Vecinos	Extraños
Latencia a dejar de cantar (s)	12.212 \pm 6.005	8.397 \pm 6.306
Latencia de Fuga (s)	4.968 \pm 2.703	22.115 \pm 9.068
Latencia del primer vuelo al emisor (s)	9.263 \pm 3.935	12.468 \pm 7.192
Latencia a cambiar de percha (s)	12.212 \pm 5.319	36.571 \pm 7.799
Latencia a acercarse a 10 m del emisor (s)	9.327 \pm 3.952	9.487 \pm 6.896
Total de tiempo dentro de los 10 m del emisor (s)	22.462 \pm 14.132	51.923 \pm 18.955
Distancia más cercana al emisor (m)	1.892 \pm 0.274	2.169 \pm 0.215
No. de vuelos durante el playback	3 \pm 0.61	2.923 \pm 0.459
No. de vuelos después el playback	4 \pm 0.506	4.463 \pm 0.55

Tabla 3.3. Peso de las variables de los cuatro componentes para cada variable de respuesta del experimento “discriminación vocal”. Las variables con mayor peso para cada componente están en negritas.

Variables medidas	Peso de las variables			
	PC1	PC2	PC3	PC4
Latencia a dejar de cantar (s)	0.749	-0.024	0.428	-0.371
Latencia de Fuga (s)	0.638	-0.401	0.187	0.629
Latencia del primer vuelo al emisor (s)	0.916	0.049	0.139	-0.195
Latencia a cambiar de percha (s)	-0.502	0.113	0.852	0.041
Latencia a acercarse a 10 m del emisor (s)	0.929	0.109	0.074	-0.214
Total de tiempo dentro de los 10 m del emisor (s)	0.253	0.924	-0.036	0.277
Distancia más cercana al emisor (m)	-0.51	-0.759	-0.015	-0.137
No. de vuelos durante el playback	-0.05	0.437	0.036	0.443
No. de vuelos después el playback	0.306	0.164	0.002	0.134

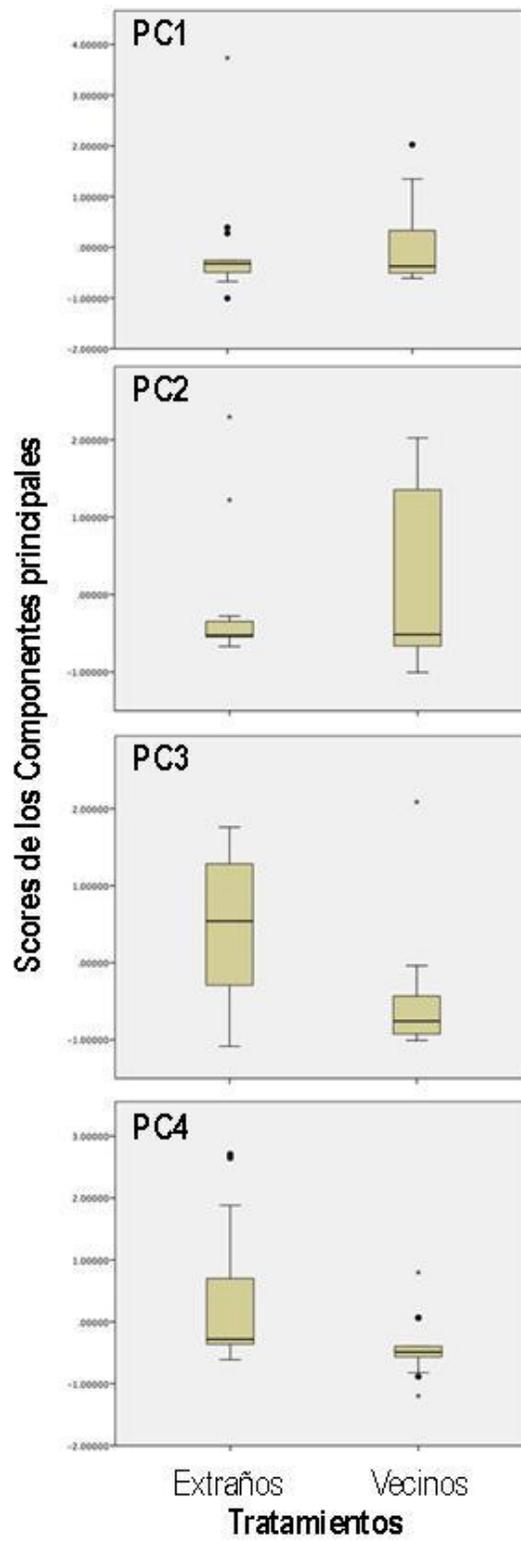


Figura 3.1. Scores de cada componente para los tratamientos (extraños y vecinos).

3.5. DISCUSIÓN

Teniendo nuestras variables de respuesta y hecho el experimento vimos que *C. thalassinus* responde más fuertemente a los cantos de los extraños que al de los vecinos, esto quiere decir que *C. thalassinus* si discrimina entre cantos de extraños y vecinos, respondiendo más fuerte a los cantos de extraños. Esta respuesta es particularmente significativa en las variables latencia a dejar de cantar, latencia de fuga y número de vuelos durante el playback. Esta respuesta de discriminación vocal en *C. thalassinus*, ya había sido observada en otras especies de aves, como aquellas con un solo tipo de repertorio como *Spizella pusilla* (Goldman 1973), con tamaño de repertorio pequeño como *Emberiza citrnella* (Hansen 1984) y con repertorio moderado tal como *Melospiza melodía* (Stoddard y cols. 1991). Podemos notar que a pesar del tamaño de repertorio de *C. thalassinus* (41 notas), que corresponde a un repertorio grande de acuerdo a lo que menciona Stoddard y colaboradores en 1991. Según nuestro estudio, esta especie de colibrí puede discriminar vocalmente a vecinos de extraños. Esto a pesar del repertorio, ya que se ha sugerido que conforme se incrementa el tamaño del repertorio inevitablemente hay un decrecimiento en la habilidad de los receptores por reconocer al emisor (Stoddard y cols. 1991).

Tomando en cuenta el contexto en el que *C. thalassinus* canta, que es, durante la época reproductiva y dentro de asambleas vocales o leks, con el fin de reproducirse y defender un territorio; el uso de la discriminación vocal de vecinos (fenómeno del “querido enemigo”) puede reducir el número de interacciones que pueden estar ocurriendo a lo largo del día mientras se encuentran en su percha. Esta discriminación vocal ayudaría a los individuos de *C. thalassinus* que forman parte de un lek a mantener su territorio y además a pasar más tiempo cantando, es decir, usar el tiempo que ganan al evitar interacciones con sus vecinos en seguir cantando y dejar de cantar solo cuando llega un intruso extraño que no pertenece al lek o que simplemente no es su vecino.

Las pruebas sobre discriminación se han centrado a especies de aves canoras, dejando por fuera a muchos grupos, tal como es el caso de los colibríes, que no se habían utilizado para probar si estos podían discriminar entre cantos de vecinos y extraños. Debido a esto, ajustamos tanto el experimento como las variables de respuesta medidas de acuerdo a la conducta de *C. thalassinus*. En esencia el experimento es el mismo, presentar a un individuo dos playbacks (el

de un vecino y el de un extraño al azar) y analizar su respuesta, lo que se ajustó fueron los tiempos entre el primer playback y el segundo y los tiempos de observación con respecto a otros trabajos. Mantuvimos la duración de los playbacks, que fue de 3 min. Respecto a las variables de respuesta medidas tomamos siete que ya se habían usado antes y añadimos dos (latencia a dejar de cantar y latencia a cambiarse de percha) (Lovell y Lein 2004). Usamos solo las que se ajustaban a la conducta de *C. thalassinus* y dejamos fuera varias que no lo hacían, que fueron variables enfocadas más a la estructura del canto, en este caso de *Empidonax alnorum* (lovell y Lein 2004), y nos ajustamos más a las variables de respuesta que evalúan en *Emberiza hortulana* que son más conductuales, por ejemplo, latencia de fuga, latencia a acercarse a 10 m. y número de vuelos durante y después del playback (Skierczynski y cols. 2007). Tomando en cuenta lo anterior y mediante observaciones preliminares elegimos nueve variables de respuesta a medir, las cuales presentamos en la Tabla 3.1.

4. CONCLUSIONES GENERALES

Toda la información antes mencionada, nos ofrece un panorama sobre la organización y complejidad vocal de los colibríes y de *C. thalassinus* en particular. Todo lo mencionado en el capítulo I y II nos sugiere un importante efecto de la distribución de los individuos, es decir, los espacios utilizados por los individuos, los contextos donde se expresan, la forma en que se expresan y la complejidad que ahí se ve inmersa. Lo cual nos llevó a probar la capacidad de *C. thalassinus* en cuanto a la discriminación vocal, observando que a pesar del tamaño del repertorio esta especie de colibrí es capaz de discriminar entre los cantos de vecinos y extraños.

En general, la información contenida en los tres capítulos que conforman la presente tesis nos brinda información sobre las conductas de *C. thalassinus* durante la época reproductiva, es decir, como, donde, cuando y cuanto tiempo duran los leks en esta especie, así como la forma que usan para comunicarse, toda la estructura, organización y variación de su canto y como esto en conjunto los lleva a utilizar estrategias que les permitan una mayor adecuación como especie. Sin embargo, a pesar de que mostramos toda esta información, nos surgen preguntas aun sin responder, como por ejemplo: ¿Que relación de parentesco existe entre los integrantes de un lek?, ¿Los integrantes son machos familiares?. Siendo *C. thalassinus* una especie monomorfa y usando el canto para atraer a las hembras, ¿Como las hembras eligen a un macho?, si usan el canto, ¿Que características estructurales del canto usan para tomar su decisión hacia un macho u otro? y ¿Que sucede con otras especies de colibríes que también forman leks durante la época reproductiva?. Con la información de estos tres capítulos se pueden ir contestando cada una de las preguntas antes mencionadas, las cuales llevarían a conocer más sobre la biología adaptativa de *C. thalassinus* y esto a su vez nos ayudaría a extrapolar resultados a otras especies de colibríes.

5. BIBLIOGRAFÍA

- Alcock, J. 1981. Lek territoriality in the tarantula hawk wasp *Hemipepsis ustulata* (Hymenoptera:Pompilidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 8: 309-317.
- Alexander RD, 1975. Natural selection and specialized chorusing behavior in acoustical insects. In: *Insects: science and society* (Pimental D, ed). New York: Academic Press.
- Almeida J B y Macedo R H. 2001. Lek-like mating system of the monogamous blue-black grassquit. *The Auk* 118: 404-411.
- Atwood L J, Fitz L V y Bamesberger E J. 1991. Temporal patterns of singing activity at leks of the white-bellied emerald. *The Wilson Bulletin* 103 (3):373-386.
- Balmford A y Turyaho M. 1992. Predation risk and lek-breeding in Uganda kob. *Anim Behav* 44:117-127.
- Baptista L F y Gaunt L L S. 1994. Advances in studies of avian sound communication. *The Condor* 96:817-830.
- Baptista L F y Schuchmann K L. 1990. Song learning in the Anna Hummingbird (*Calypte anna*). *Ethology* 84:15-26.
- Barash D P. 1972. Lek behavior in the Broad-tailed hummingbird. *Wilson Bull.* 84 (2), pp.202-203.
- Barrantes G, Sanchez C, Hilje By Jaffe R. 2008. Male song variation of Green Violetear (*Colibri thalassinus*) in the Talamanca Mountain Range, Costa Rica. *The Wilson Journal of Ornithology* 120 (3):519-524.
- Bleiweiss R. 1998. Phylogeny, Body mass, and genetic consequences of lek-mating behavior in hummingbirds. *Mol. Biol. Evol.* 15 (5):492-498.
- Bosque C. 1996. Digestive constraints and lekking behavior in birds. *Ecotropicos* 9 (1):1-8.
- Boughman J W y Moss C F. 2003. Social sounds: vocal learning and development of mammal and birds call. En: Simmons A M, Popper A N y Fay R R. 2003. *Acoustic Communication*. Springer. New York. Pp 416.
- Bradbury J W. 1977. Lek mating behavior in the hammer haeded bat. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 45:225-255.
- Bradbury J W. 1981. The evolution of leks. En: Alexander R D y Tinkle D W (eds). *Natural selection and social behavior*. New York: Chiron Press.

- Bradbury J W, Gibson R y Tsai I M. 1986. Hotspots and the dispersion of leks. *Anim. Behav.* 34:1694-1709.
- Bro-Jorgensen J. 2003. The significance of hotspots to lekking topi antilopes (*Damaliscus lunatus*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 53:324-331.
- Briefer E, Aubin T, Lehongre K y Rybak F. 2008. How to identify dear enemies: the group signature in the complex song of the skylark *Alauda arvensis*. *J. Exp. Biol.* 211:317-326.
- Charif, RA, AM Waack, and LM Strickman. 2008. *Raven Pro 1.3 User's Manual*. Cornell Laboratory of Ornithology, Ithaca, NY.
- Chiappa E, Ruz L y García V. 2005. Biología de machos de *Protandrena evansi* Ruz y Chiappa (Hymenoptera: Andrenidae) (Farellones, Región Metropolitana, Chile). *Acta Entomológica Chilena*, 29: 15-22.
- Cicero, J.M. 1983. Lek assembly and flash synchrony in the Arizona firefly *Photinus knulli* Green (Coleoptera: Lampyridae). *The Coleopterists Bulletin*, 37: 318-342.
- Colwell R K. 1973. Competition and coexistence in a simple tropical community. *Amer. Nat.* 107:737-760.
- Córdoba-Aguilar A, Raihani G, Serrano-Meneses M A y Contreras-Garduño J. (2009). The lek mating system of *Hetaerina* damselflies (Insecta:Calopterygidae). *Behaviour.* 146:189-207.
- Ferreira A R J, Smulders T V, Sameshima K, Mello C V y Jarvis E D. 2006. Vocalization and associated behaviors of the Sombre Humminbird (*Aphantochroa cirrhochloris*) and the Rufous-breasted hermit (*Glaucis hirsute*). *The Auk* 123:1129-1148.
- Dastagir S, Di Minni K, Pritsky J y Saadati H. 1997. Evolution of leks. Department of Biology, College of Arts and Science, New York University New York, NY, U.S.A.
- Emlen S T y Oring L W. 1977. Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science* 197:215-223.
- Falls J B. 1982. Individual recognition by sound in birds. In: Kroodsma D E, Miller E H (eds). *Acoustic communication in birds*, vol.2. Academic Press, New York. Pp 237-278.
- Feng A S, Arch V S, Yu Z, Yu X, Xu Z y Shen J. 2009. Neighbor-stranger discrimination in Concave-Eared Torrent Frogs, *Odorrana tormota*. *Ethology* 115:851-856.

- Ficken M S, Rusch K M, Taylor S J y Powers D R. 2000. Blue-throated Hummingbird song: A pinnacle of nonoscine vocalization. *The Auk* 117:120-128.
- Feinsinger P. 1977. Notes on the hummingbirds of Monteverde, Cordillera de Tilarán, Costa Rica. *Wilson Bull.* 89 (1), pp.159-164.
- Gaunt S L L, Baptista L F, Sánchez J E y Hernandez D. 1994. Song learning as evidenced from song sharing in two hummingbirds species (*Colibri coruscans* y *C. thalassinus*). *The Auk* 111:87-103.
- González C y Ornelas J F. 2005. Song structure and microgeographic song variation in Wedge-tailed Sabrewings (*Campylopterus curvipennis*) in Veracruz, México. *The Auk* 122:593-607.
- Gosling L M y Petrie M. 1990. Lekking in topi: a consequence of satellite behaviour by small males at hotspots. *Animal Behaviour*, 40(2): 72-287.
- González C y Ornelas J F. 2009. Song variation and persistence of song neighborhoods in a lekking hummingbird. *The Condor* 111(4):633-640.
- Guijarro S de H y García-Vargas A. 2009. Sistema de apareamiento de *Omophlus picipes* (Coleoptera:Tenebrionidae) en el sureste de España. *Zool. Baetica*, 20:73-83.
- Gutiérrez A. 2002. Consecuencias Ecológicas y Evolutivas en la Interacción Entre Colibríes Ermitaños y Plantas que Polinizan. Monografía. Universidad Nacional de Colombia.
- Hirth H D. 1997. Lek breeding in a Texas Population of fallow deer (*Dama dama*). *Am. Midl. Nat.* 138:276-289.
- Hovi M R, Alatalo V, Höglund J, Lundberg A y Rintamäki P T. 1994. Lek centre attracts black grouse females. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 258:303-305.
- Howell S N G y Webb S. 1995. A Guide to the Birds of Mexico and Northern in Central America. Oxford University Press. Oxford, Reino Unido.
- Höglund J y Alatalo R V. 1995. Leks. Princeton University Press, Princeton, NY.
- Johnsgard P A. 1997. The hummingbirds of North America. Smithsonian Institution Press. Washington, D. C., EUA.
- Kaspi, R. & Yuval, B. 1999. Lek site selection by male Mediterranean fruit flies. *Journal of Insect Behavior*, 12: 267-276.
- Kovach Computing Services. 1985-2000. Multivariate Statistica Package. version 311h.

- Kroodsma D E. 1976. The effect of large song repertoires of neighbor “recognition” in male song sparrow. *Condor*. 78:97-99.
- Lara C. 2006. Temporal dynamics of flower use by hummingbirds in a highland temperate forest in México. *Ecoscience* 13:23-29.
- Lovell S F y Lein M S. 2004. Neighbor-stranger discrimination by song in a suboscine bird, the alder flycatcher, *Empidonax alnorum*. *Behavioral Ecology*. Vol 15, No. 5:799-804.
- López-Domínguez J C y Acosta Pérez R. 2005. Descripción del Parque Nacional La Malinche. En: Fernández Fernández J A y López-Domínguez J C. 2005. Primera edición. Coordinación General de Ecología del Gobierno del Estado de Tlaxcala. Tlaxcala. México.
- MacDougall, E. & H. Harbinson. 1998. Singing Behavior Of Lekking Green Hermits. *Condor*, 100:149-152.
- McGarical K, Cushman S y Stafford S. 2000. Multivariate statistic for wildlife and ecology research. Springer-Verlag New York.
- Moreno, C. E. 2001. Métodos para medir la biodiversidad. M&T – Manuales t Tesis SEA, Vol. 1. Zaragoza, 84 pp.
- National Geographic Society. 2002. Field guide to the birds of North America. 4^a Ed. The National Geographic Society. Washington, D. C. EUA.
- Oring L. 1982. Avian mating systems. En: Famer D, King J y Parkes K (Eds). *Avian biology*. New York. Academic Press.
- Ornelas J F, González C y Uribe J. 2002. Complex vacalizations and aerial displays of the Amethyst-throated Hummingbird (*Lampornis amethystinus*). *The Auk* 119:1141-1149.
- Payne R B. 1984. Sexual selection, lek and arena behavior, and sexual size dimorphism in birds. *Ornithol. Monogr.* No. 33.
- Phillips J B. 1990. Lek behavior in birds: do displaying males reduce nest predation?. *Anim. Behav.*, 39, 555-565.
- Pizo M A y Silva W R. 2001. The dawn lek of the Swallow-Tailed Hummingbird. *Wilson Bull* 113:388-397.
- Powers D R. 1987. Effects of variation in food quality on the breeding territoriality of the male anna’s hummingbird. *The Condor* 89:103-111.

- Rand A S y Ryan M J. 1981. The adaptive significance of a complex vocal repertoire in a Neotropical frog (*Physalaemus pustulosus*). *Z. Tierpsychol.* 57:209-214.
- Rojas-Nossa S V. (2008). Organización especial y patrón temporal de canto en un lek de *Perissocephalus tricolor* (Cotingidae). *Revista Brasileira de Ornitología*, 16(3):214-220.
- Rzedowski, G. C. y Rzedowski, J. 2001. *Flora fanerogámica del Valle de México*. 2ª Ed., Instituto de Ecología, A.C. y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Pátzcuaro, Michoacán, México. 1406 pp.
- Rzedowski, G. C. y Rzedowski, J. 2003. *Flora del Bajío y de regiones adyacentes*. 2ª Ed., Instituto de Ecología, A. C. y la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Pátzcuaro, Michoacán, México.
- Skierczynski M, Czarnecka M y Osiejuk T S. 2007. Neighbor-stranger song discrimination in territorial ortolan bunting *Emberiza hortulana* males. *J. Avian Biol.* 38:415-420.
- Snow D W. 1968. The singing assemblies of Little Hermits. *Living Bird* 7:47-55.
- Snow B K. 1974. Lek behaviour and breeding of Guy's Hermit Humminbird *Phaethornis guy*. *Ibis* 116:278-297.
- Snow B K. 1977. Comparison of the leks of Guy's Hermit hummingbird, *Phaethornis guy* in Costa Rica and Trinidad. *Ibis* 119:211-214.
- Stiles F.G. & L. Wolf. 1979. Ecology and Evolution of Lek Mating Behavior in the Long-Tailed Hermit Hummingbird. *Orn. Monogr.* N° 27.
- Stoddard P K. 1996. Vocal recognition of neighbors by territorial passerines. In: Ecology and evolution of acoustic communication in birds (Kroodsma D E, Miller E H, eds). Ithaca, New York: Cornell University Press; 356-374.
- Stoddard P K, Beecher M D, Horning C I y Campbell S E. 1991. Recongnition of individual neighbors by song in the song sparrow, a species with song repertories. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 29:211-215.
- Tamm S, Armstrong D P y Tooze Z J. 1989. Display behavior of male calliope hummingbirds during the breeding season. *The Condor* 91:272-279.
- Théry M. 1990. Display repertoire and social organization of the white-fronted and white-throated Manakins. *Wilson Bull.* 102:123-130.

- Villers R L, Rojas G F y Tenorio L P. 2006. Guía Botánica del Parque Nacional Malinche Tlaxcala – Puebla. Universidad Nacional Autónoma de México. México. D.F.
- Wagner O H. 1945. Notes on the life history of the mexican violet-ear. *The Wilson Bulletin* 57 (3):165-187.
- Wiley R H. 1971. Song groups in a singing assembly of Little Hermits. *Condor* 73:28-35.
- Williams R B y Houtman M A. 2008. Song of Costa's Hummingbird (*Calypte costae*). *The Auk* 125 (3):663-669.
- Wolf L L. 1969. Female territoriality in a tropical hummingbird. *Auk* 86:490-504.
- Wolf L L y Stiles F G. 1970. Evolution of pair cooperation in a tropical hummingbird. *Evolution* 24:759-773.
- Yank X J, Lei F M, Wang G y Jesse A J. 2007. Syllable sharing and inter-individual syllable variation in Anna's hummingbird *Calypte anna* song, in San Francisco, California. *Zool* 53:307-318.