



**Universidad Autónoma de Tlaxcala**

---

**Posgrado en Ciencias Biológicas**

Variación vocal de la guacamaya verde (*Ara militaris*) a  
nivel inter e intrasubespecífico

**T E S I S**

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

**MAESTRO (A) EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

P r e s e n t a

Nombre del Alumno

Zayra Arery Guadalupe Muñoz González

Codirectores

Dr. Amando Bautista Ortega

Dr. Alejandro Salinas Melgoza

Tlaxcala, Tlax.

Septiembre, 2017





## Posgrado en Ciencias Biológicas

Variación vocal de la guacamaya verde (*Ara  
militaris*) a nivel inter e intrasubespecífico

# **T E S I S**

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

**MAESTRO (A) EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

P r e s e n t a

### **Nombre del Alumno**

Zayra Arery Guadalupe Muñoz González

### **Comité Tutorial**

Director o codirectores (Dr. Amando Bautista Ortega  
Dr. Alejandro Salinas Melgoza))

Tutores (Dr. Martín Alejandro Serrano Meneses  
José Roberto Sosa López)

## **Hoja de financiamiento**

Este trabajo contó con el apoyo otorgado por parte de la Comisión Nacional de Ciencia y Tecnología, mediante la beca nacional para la realización de la Maestría en Ciencias Biológicas de la Universidad Autónoma de Tlaxcala, registrada en el Programa para el Fortalecimiento del Posgrado Nacional del Padrón Nacional de Posgrado (PNP). La beca fue registrada con el curriculum vitae único 706637, y se contó adicionalmente con el apoyo de beca mixta (convocatoria 2016). Este proyecto fue además apoyado por un apoyo de CONACyT-UNAM-UAGro-UMSH-Laboratorio Nacional de Análisis y Síntesis Ecológica (LANASE, [www.lanase.unam.mx](http://www.lanase.unam.mx)) (proyecto:280505).



**Universidad Autónoma de Tlaxcala**  
**Secretaría de Investigación Científica y Posgrado**  
**Posgrado en Ciencias Biológicas**



POSGRADO EN CIENCIAS  
BIOLÓGICAS

**COORDINACIÓN MAESTRÍA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**  
**CENTRO TLAXCALA DE BIOLOGÍA DE LA CONDUCTA**  
**UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE TLAXCALA**  
**PRESENTE**

Los abajo firmantes, miembros del jurado evaluador del Proyecto de tesis que **Zayra Arery Guadalupe Muñoz González** realiza para la obtención del grado de Maestra en Ciencias Biológicas, expresamos que, habiendo revisado la versión final del documento de tesis, damos la aprobación para que ésta sea impresa y defendida en el examen correspondiente. El título que llevará es: **“Variación vocal de la guacamaya verde (*Ara militaris*) a nivel inter e intrasubespecífico”**.


Sin otro particular, le enviamos un cordial saludo.

ATENTAMENTE  
TLAXCALA, TLAX., JUNIO 29 DE 2017

  
DR. ALEJANDRO SALINAS MELGOZA

  
DR. AMANDO BAUTISTA ORTEGA

  
DR. MARTÍN ALEJANDRO SERRANO MENESES

  
DR. SERGIO IVÁN ANCONA MARTÍNEZ

  
DR. ALEJANDRO ARIEL RÍOS CHELÉN



Sistema Institucional de Gestión de la Calidad Certificado bajo la Norma:  
ISO 9001:2008-NMX-CC-9001-IMNC-2008



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

## **Agradecimientos**

Agradezco al Posgrado en Ciencias Biológicas del Centro Tlaxcala Biología de la Conducta de la Universidad Autónoma de Tlaxcala, por la oportunidad brindada para culminar de manera satisfactoria los estudios de la Maestría en Ciencias Biológicas.

Al apoyo otorgado por parte de la Comisión Nacional de Ciencia y Tecnología, mediante la beca para la realización del posgrado, con el número de registro de curriculum vitae único 706637, así como el apoyo de beca mixta con el número de convocatoria 2015.

Un especial agradecimiento a todos los miembros del Comité Tutorial, Alejandro Salinas Melgoza, Amando Bautista Ortega, Martín Serrano Meneses, José Roberto Sosa López con mención especial para René Beamonte, q.d.e.p.; así como a Sergio Iván Ancona Martínez y Alejandro Ariel Ríos Chelén por su valiosa participación y apoyo en este trabajo.

## **Agradecimientos personales**

A todos mis amigos y familiares, por su apoyo incondicional. A Alejandro Salinas, por su apoyo y guía a lo largo de la elaboración de este trabajo.

A las personas, organizaciones e instituciones que donaron de buena fe y voluntad, material acústico de sus bibliotecas y repositorios: contribuyentes de Xeno-canto, Macaulay Library de The Cornell Lab of Ornithology, Florida Museum of Natural History, British Library, Fonzoo, Museo de Zoología de la UNAM, Avocet, The Ara Project. A Gabriela Rodríguez Abrego, Luis Áviles Ramos, José Luis Manzano, Jennifer Lowry y a la familia de José e Isabel Hernández, por su apoyo y ayuda.

## Resumen

La guacamaya verde es un psitácido grande endémico del continente americano, catalogado como vulnerable según IUCN (BirdLife International, 2013b). Se encuentra distribuido desde México hasta Argentina, y cuenta con tres subespecies: *A. m. mexicanus* (Ridgway, 1915), *A. m. militaris* (Linnaeus, 1766) y *A. m. bolivianus* (Reichenow, 1908). Estas tres subespecies se reconocen que no están en contacto, donde la subespecie mexicana es la que se encuentra más aislada del resto por una disrupción en Centroamérica. Además, estudios recientes señalan que existe una diferenciación genética entre las poblaciones de México respecto a las de Sudamérica. Sin embargo se desconoce si los límites de las subespecies de guacamaya verde corresponden con una diferenciación vocal.

Se obtuvieron grabaciones de vocalizaciones de la guacamaya verde de bibliotecas acústicas y en campo. En nuestro análisis consideramos un tipo de vocalización de contacto. Para los análisis estadísticos, se siguió un enfoque espectral y un enfoque paramétrico. Nuestros resultados indicaron diferencias vocales entre las subespecies de guacamaya verde (Mantel:  $r = 0.021482$ ,  $p = 0.049$ ; MANOVA: Pillai's Trace  $F = 5.437$ ,  $p = <0.05$ ). Debido a su cercanía geográfica, *A. m. militaris* y *A. m. bolivianus* se consideraron bajo un mismo grupo (Sudamérica) que se comparó con *A. m. mexicanus* (México). Estas dos regiones fueron vocalmente distintas (Mantel:  $r = 0.097152$ ,  $p = <0.001$ ; MANOVA: Pillai's Trace  $F = 10.067$ ,  $p = <0.05$ ). Los patrones de variación geográfica vocal sugieren que México y Sudamérica presentan un gradiente vocal en su interior (México: matriz = 144,  $r = 0.101$ ,  $p = 0.002$ ; Sudamérica: matriz = 129,  $r = 0.065$ ,  $p = <0.05$ ). Sin embargo, dicho patrón de gradiente en la similitud no es evidente al evaluar las vocalizaciones para ambas regiones geográficas combinadas.

En medio de estas dos regiones se distribuye la especie hermana, la guacamaya ambigua (*Ara ambiguus*) que habita desde Honduras hasta Ecuador. Evidencia reciente señala que ambas especies son distintas filogenéticamente, por lo que también se obtuvieron vocalizaciones de esta especie para evaluar si las dos especies son distintas vocalmente pese a la cercanía geográfica. Nuestros resultados indican diferencias vocales entre las especies de



guacamaya (Mantel:  $r = 0.058663$ ,  $p = 0.014$ ; MANOVA: Pillai's Trace  $F = 0.280$ ,  $p = 0.041$ ), aunque la forma general de la vocalización muestra gran similitud.

En conclusión, nuestro estudio encontró una diferenciación vocal entre las subespecies de guacamaya verde que coincidió con la distribución de las subespecies. Al reagrupar las subespecies en regiones, la región de Sudamérica y la región de México fueron vocalmente distintas. Esto sugiere que la disrupción en el rango de distribución de la especie en Centroamérica podría estar influyendo en la diferenciación vocal de las regiones, debido probablemente a la ausencia de un recambio cultural de guacamaya verde entre las regiones. La cercanía tanto genética como vocal de *A. ambigua* con *A. militaris* pudiera sugerir que *A. ambigua* podría representar la conexión entre México y Sudamérica, por lo que la historia evolutiva que ha seguido independientemente *A. militaris* y *A. ambigua* podría haber influido en esta ausencia de recambio. Así mismo, el hecho que las regiones mostraran un patrón de diferenciación de gradiente vocal hacia el interior podría indicar que los procesos históricos que contribuyeron potencialmente el desarrollo de las subespecies de estas regiones podrían haber influido en su diferenciación vocal.

## Índice

1. Introducción.....	1
1.1 El aprendizaje vocal y la evolución cultural.....	2
1.2 Especie y especiación.....	3
1.3 Comunicación vocal en psitácidos.....	5
2. Antecedentes.....	6
3. Justificación.....	10
4. Hipótesis.....	11
5. Objetivos.....	12
5.1 Objetivo general.....	12
5.2 Objetivos particulares.....	12
6. Metodología.....	13
6.1 La guacamaya verde y la guacamaya ambigua.....	13
6.2 Obtención de vocalizaciones.....	17
6.3 Enfoque espectral.....	19
6.4 Enfoque paramétrico.....	19
6.5 Análisis estadísticos: enfoque espectral.....	20
6.6 Análisis estadísticos: enfoque paramétrico.....	22
7. Resultados.....	24
7.1 Similitud vocal entre la guacamaya ambigua y la guacamaya verde.....	29

7.2 Similitud vocal entre las subespecies de guacamaya verde.....	30
7.3 Similitud vocal de la guacamaya verde a nivel regional.....	33
8. Discusión.....	35
8.1 Similitud vocal entre la guacamaya ambigua y la guacamaya verde.....	35
8.2 Similitud vocal entre las subespecies de guacamaya verde y patrón vocal a nivel continental.....	37
9. Conclusiones.....	42
10. Perspectivas.....	43
11. Referencias.....	44
12. Glosario de términos.....	52

## **Introducción**

El canto juega un papel crucial para el reconocimiento de individuos de la misma especie (Irwin, 2000), ya que está involucrado en la defensa de territorios, atracción y selección de pareja, por lo que el canto podría considerarse un mecanismo de aislamiento precigótico (Lachlan y Servedio, 2004). Esta idea del aislamiento precigótico es apoyada por estudios donde se ha observado que especies cercanamente emparentadas pueden presentar una respuesta conductual de defensa de territorios directamente proporcional a la cercanía filogenética (e.g. Wilkinet y cols. 2013; Farnsworth y Lovette, 2008; Sosa-López y cols., 2016). Debido a las funciones que puede tener el canto en aves, aspectos como la adquisición de parejas, el mantenimiento de un territorio, o los beneficios de la conducta social como son la repartición de labores y la reducción en tiempo de vigilancia e incremento de forrajeo, pueden ser negativamente afectados si los individuos de una especie no se pueden comunicar de forma efectiva entre ellos, por ejemplo al presentar variaciones geográficas en las vocalizaciones (Milligan y Verner, 1971; Petrinovich y cols., 1981; Podos y Warren, 2007).

Diferenciaciones geográficas en las vocalizaciones ya se han documentado entre especies de anfibios (e.g. Ryan, 1988), aves (e.g. Valderrama y cols. 2007) y mamíferos (e.g. Filatova y cols. 2012; Deecke y cols. 2000). Esta diferenciación vocal puede verse reflejada o no en la estructuración genética de las poblaciones (Alström y Raft, 2003; Reynolds y cols. 2010). Estas variaciones vocales permiten discriminar entre conoespecíficos, ya que se ha documentado que los individuos presentan una respuesta más fuerte hacia aquellos individuos conoespecíficos de la misma región geográfica, en contraste con los de una región geográfica diferente. Esto disminuye la probabilidad de interacción (e.g. defensa de territorio, atracción de pareja, integración a una parvada) entre individuos con vocalizaciones diferentes, e impacta los patrones conductuales y dinámicas sociales de los individuos (Wright, 1996; Wright y Dorin, 2001; Seddon y Tobias, 2007; Sosa-López, y cols. 2016). Por lo que estas variaciones geográficas en las vocalizaciones se han destacado como potenciales factores de especiación previamente menospreciados (Marler 1957; Lanyon 1969; Gill y Murray 1972; Searcy y cols., 1981; Becker 1982; Payne 1986; Catchpole 1987; Slabbekoorn y Smith, 2002; Podos y Warren, 2007; Wilkins y cols. 2012).

Las variaciones vocales a nivel geográfico pueden presentarse en forma de gradiente, en dialecto, o no presentar un patrón definido, en especies con aprendizaje vocal (Podos y Warren, 2007). El patrón geográfico de variación vocal en forma de gradiente se observa cuando la similitud de las vocalizaciones entre individuos o poblaciones disminuye conforme aumenta la distancia geográfica, mientras que los dialectos se caracterizan porque la similitud de las vocalizaciones dentro de un área geográfica es mayor que la similitud entre áreas geográficas aledañas (Podos y Warren, 2007). Estos patrones de variación geográfica se originan debido a que los individuos en contacto pueden desarrollar vocalizaciones similares entre ellos, y por ende, vocalizaciones distintas con aquellos que no interactúan.

Aunque el origen de estas variaciones geográficas es incierto, se considera que pueden originarse, por ejemplo, cuando la conectividad de las poblaciones se pierde. La aparición de barreras por un lado físicas como montañas, o por otro lado ecológicas como la fragmentación de hábitat, son formas como se puede perder esta conectividad y favorecer así la diferenciación vocal por mecanismos como la deriva cultural (Slabbekoorn 2004). Se considera que cuando hay conectividad entre poblaciones vecinas puede existir cierto intercambio de individuos entre las poblaciones, y las vocalizaciones pueden presentarse de forma homogénea en el espacio geográfico. Se ha propuesto que las vocalizaciones pueden también modificarse por la selección ecológica, donde ciertas señales acústicas se transmiten mejor en ciertos ambientes que otras (Slabbekoorn 2004), pero no se ha encontrado evidencia suficiente para comprobar que esto suceda en aves para formar variaciones geográficas.

### *El aprendizaje vocal y la evolución cultural*

El aprendizaje vocal está presente en mamíferos y aves, estos se pueden dividir en aquellas especies con y sin aprendizaje vocal. El aprendizaje vocal se puede definir como la capacidad de aprender vocalizaciones inter e intraespecíficas (Burish y cols. 2004). En especies sin aprendizaje vocal se considera que el canto se define genéticamente. El aprendizaje vocal está presente en tres órdenes de mamíferos: ballenas y afines (Cetácea), murciélagos (Quiróptera) y monos, simios y afines (Primate) (Filatova y cols. 2012); y en tres órdenes de aves: colibríes (Apodiformes: Trochillidae), pericos, guacamayas y afines (Psittaciformes), y aves

paseriformes (Passeriformes oscines) (Catchpole y Slater, 1995). En estos grupos la interacción social influye fuertemente en la transmisión de las señales acústicas.

La cultura animal ha sido definida como la transmisión de conductas por medio del aprendizaje de un individuo a otro (Slater, 1986). A diferencia de la transmisión de información genética, la información cultural puede darse además de sentido vertical (de padres a hijos), en forma horizontal (individuos relacionados) y transversal (vecinos o individuos no relacionados) (Tyler-Bonner, 1980). Otra diferencia es, que la información genética sólo es recibida una vez en la vida en el momento de la fecundación, aunque su expresión puede ser regulada por factores ambientales (Kaminker, 2007). En cambio, la información cultural puede ser recibida por diversos medios de comunicación y ser modificada posteriormente principalmente por el entorno social (Tyler-Bonner, 1980).

Por lo tanto, de acuerdo con la teoría de la evolución cultural (Tyler-Bonner 1980), las vocalizaciones que se transmiten por interacción social son susceptibles a presentar variación geográfica. Esta variación geográfica puede deberse, por ejemplo, a los procesos de dispersión, difusión cultural y los mecanismos de aprendizaje, como deriva y mutación cultural (Podos y Warren, 2007).

### *Especie y especiación*

Existen diversas definiciones de especie, entre ellas el concepto biológico, filogenético, morfológico, de agrupación genotípica, entre otros. Mayr (1942) estableció el concepto biológico de especie como aquellas poblaciones naturales que se reproducen entre ellas, y que están aisladas reproductivamente de otras poblaciones. Sin embargo, ante el inconveniente de que en la naturaleza existen poblaciones geográficamente aisladas, pero que en simpatría podrían potencialmente aún reproducirse, Karl Jordan y Ernst Hartert propusieron la categoría de subespecie (Mallet, 1995).

Una subespecie se define como “una población distinta o grupo de poblaciones que ocupan un rango reproductor diferente de otras poblaciones de la misma especie, y los individuos son distinguibles de los de otras poblaciones por uno o más rasgos fenotípicos” (Remsen, 2010). Estas subespecies son consideradas especies incipientes (Mayr, 1942), es

decir, que potencialmente podrían especiarse si el aislamiento reproductivo entre dichas subespecies se favoreciera.

La especiación puede promoverse por diferentes mecanismos como la especiación por simpatria, alopatría, parapatria, peripatria y sistema de anillo. La especiación en simpatria sucede cuando una especie ancestral da origen a nuevas especies sin la necesidad de una barrera física. Este tipo de especiación podría suceder cuando la selección natural o selección sexual actúa de forma disruptiva. Por ejemplo, si las hembras prefieren algún rasgo de un grupo fenotípico similar, como el tipo de canto o vocalización, sobre el de otros machos de otro grupo fenotípico en la misma población (Jones, 1997). Por lo que esta preferencia podría favorecer el apareamiento no azaroso entre fenotipos similares, propiciando eventualmente el aislamiento reproductivo. En el ámbito acústico, a pesar de que tanto machos como hembras presentan respuestas conductuales reducidas a vocalizaciones con variaciones diferentes a las propias (E.g. Turčoková y cols. 2011), no se han encontrado estudios concluyentes que respalden este tipo de especiación y se considera que es posible que este tipo de especiación es poco frecuente en aves (Coyne y Price, 2000). En especies sin aprendizaje vocal podría ser que no se han realizado estudios suficientes, ya que podría ser donde es más posible que este tipo de especiación pudiera presentarse (Coyne y Price, 2000; Seddon y Tobías, 2007).

Se considera que la mayoría de los procesos de especiación en aves son explicados por la especiación por alopatría (Lachlan y Servedio, 2004). Esto ocurre cuando poblaciones de la misma especie se aíslan geográficamente, y con el paso de tiempo, estas poblaciones aisladas desarrollan variaciones en los caracteres o mecanismos, de tal forma que si las poblaciones volvieran a estar en contacto el aislamiento reproductivo se aseguraría (Jones, 1997).

Modelos matemáticos han señalado que la especiación puede ocurrir potencialmente de forma más rápida en especies con aprendizaje vocal, y en poblaciones aisladas (Lachlan y Servedio, 2004). Por lo que se considera que, si una vez que las poblaciones que sufrieron especiación alopatrica entran en contacto de nuevo y viven en simpatria en la misma zona geográfica, los caracteres o mecanismos divergentes (e.g. señales acústicas) prevendrían la reproducción entre las nuevas especies (Jones, 1997). Esto se ha observado en varios estudios con los pinzones de Darwin (e.g. *Geranospiza spp.*), donde el canto y la morfología de las

aves sirvieron de barreras precigóticas entre especies, una vez que las poblaciones entraron en simpatria (Grant y Grant, 2006).

### *Comunicación vocal en psitácidos*

Los psitácidos presentan aprendizaje vocal (Bradbury, 2003; Nottebohm, 1972; Jarvis, 2006), por lo que sus vocalizaciones están sujetas a procesos de evolución cultural. Existe evidencia de la transferencia ocasional de individuos entre parvadas (Bradbury, 2003), por lo que se ha sugerido que el aprendizaje vocal en este grupo facilita los patrones de fisión y fusión de parvadas de su compleja organización social (Bradbury, 2003). Una de las funciones del aprendizaje vocal en este grupo animal se ha relacionado con establecer etiquetas específicas a los diferentes niveles de organización, como individuos, parejas, parvadas o regiones geográficas (Bradbury, 2003). Por ejemplo, estas etiquetas permiten a los individuos identificar parvadas de forrajeo previas, lo que les permite evadir sitios o rutas pobres en recursos o alimentos (Bradbury, 2003).



## Antecedentes

Los estudios sobre especiación suelen basarse en la divergencia de los sistemas de reconocimiento de pareja, para obtener indicios del nivel de aislamiento reproductivo entre especies. Estos estudios se basan principalmente en las diferencias en plumaje y vocalizaciones en aves, dos aspectos centrales para los sistemas reproductivos en este grupo (Campagna 2012). Sosa-López y cols. (2016) encontraron que varias especies de chirivín *Troglodytes* distinguían entre las vocalizaciones de otras especies de su mismo género, y la respuesta a las vocalizaciones se asociaba con la divergencia acústica, y además, esta divergencia acústica se correlacionaba con la divergencia filogenética.

Estudios de diferencias vocales también han ayudado a determinar especies crípticas. por ejemplo para poblaciones subespecíficas. Toews e Irwin (2008) en su estudio encontraron que dos subespecies anteriormente consideradas de *Troglodytes troglodytes*, se trataban en realidad de especies distintas. Estas especies, aunque morfológicamente y ecológicamente no son distinguibles, son distintas genética y vocalmente. Otro ejemplo, es el caso del aguililla gris (*Buteo nitidus*). Esta rapaz cuenta con dos subespecies, con una distribución a lo largo el continente americano. Millsap y cols. (2011) encontraron que la evidencia genética, morfológica y vocal entre estas dos subespecies eran suficientes para diferenciarlas. Con esto concluyeron que las subespecies en realidad correspondían a dos especies.

Wei y cols. (2015) encontraron que las subespecies de cuco (*Cuculus canorus*) diferían vocalmente en forma de gradiente, donde las vocalizaciones diferían conforme era mayor la distancia entre las poblaciones. Los autores argumentan que, esta especie al ser aves sin aprendizaje vocal, las diferencias vocales pueden relacionarse directamente con las diferencias genéticas. Por lo que proponen que la diferenciación entre las subespecies sugiere la posibilidad de que representan especies distintas. En otros estudios comparativos entre subespecies, Baker (2008) encontró que, tanto poblaciones de dos subespecies de *Platycercus zonarius*, como la población híbrida de dichas subespecies, eran distintas vocalmente una de la otra en el llamado de vuelo. Siendo que, las vocalizaciones de la población híbrida tendieron a tener una forma intermedia entre ambas poblaciones. Esto sugiere que la zona de hibridación podría ser consecuencia de una zona de contacto secundario entre las dos subespecies. Esta

congruencia de los límites de especies y subespecies con rasgos morfológicos, genéticos y/o acústicos, tanto aprendidos como no aprendidos (para más ejemplos ver tabla 1), podrían ayudar a vislumbrar información sobre los procesos históricos que han sucedido a lo largo del tiempo evolutivo de una especie, y que han llevado a originar sus subespecies.

En estudios de variación geográfica vocal se ha encontrado tanto los patrones de dialecto, gradiente, así como una ausencia de estos (ver tabla 1). Varios estudios han encontrado un patrón de dialecto vocal sin encontrar una relación de estos con la diferenciación genética, lo que sugiere que podría existir recambio de individuos entre grupos dialécticos (Wright 1996; Reynolds y cols. 2010; Wright y Wilkinson 2001; Wright y cols. 2005

Cuando se ha encontrado el patrón de gradiente vocal, este parece concordar con la variación genética, tanto en aves sin aprendizaje vocal y con aprendizaje vocal. En estudios sobre psitácidos, muchos estudios han encontrado un patrón de gradiente vocal en diferentes escalas, desde poblacional hasta subespecie (Isler y cols. 2015, Ribot y cols. 2012; Diamond 2005; Bradbury y cols, 2001). Estos estudios sugieren que los rasgos que evolucionan culturalmente, como las vocalizaciones, pueden asociarse con la reducción de flujo génico. Con relación a la guacamaya verde, un análisis de vocalizaciones en el occidente de México indica que tres poblaciones podrían presentar un patrón de gradiente vocal (Salinas-Melgoza, comunicación personal).

Eberhard y cols., (2015) encontraron que los extremos de la distribución geográfica de la guacamaya verde, las poblaciones mexicanas y las poblaciones bolivianas, difirieron genéticamente, formando una estructura filogenética independiente entre ellas. Esto podría sugerir que el aislamiento, o falta de contacto entre las zonas geográficas de distribución entre las subespecies de guacamaya verde, podría ser la causa de esta diferenciación genética. Esto a su vez, podría reflejarse en una diferenciación vocal por evolución cultural que coincide con cada subespecie de esta guacamaya.

Tabla 1. Ejemplos de tipos de variación vocal geográfica encontradas a nivel poblacional, subespecífico y especie.

<b>Especie</b>	<b>Orden</b>	<b>Nivel de diferenciación vocal</b>	<b>Unidad vocal diferenciada</b>	<b>Variación vocal</b>	<b>Cita</b>
<i>Empidonax alnorum</i>	Passeriformes (Suboscines)	Poblacional	Canto	Dialecto	Lovell y Lein (2013).
<i>Phylloscopus trochiloides</i>	Passeriformes	Poblacional	Canto	Gradiente	Irwin (2000).
<i>Zonotrichia leucophrys</i>	Passeriformes	Poblacional	Canto	Dialecto	Lougheed y cols. (2013).
<i>Poecile atricapillus</i>	Passeriformes	Poblacional	Canto	Gradiente	Gammon y cols. 2005
<i>Oporonis philadelphia</i>	Passeriformes	Poblacional	Canto	Dialectos	Pitochelli (2011).
<i>Thamnophilus caerulescens</i>	Passeriformes	Poblacional	Canto	Gradiente	Isler y cols. (2015)
<i>Cettia concolor</i> y <i>C. acanthizoides</i>	Passeriformes	Especie	Canto	Especies no diferenciadas	Alström y cols. (2007).
<i>Thryothorus rufalbus</i>	Passeriformes	Subespecie	Canto	Subespecies diferenciadas	Valderrama y cols. (2007).
<i>Loxia curvirostra</i>	Passeriformes	Subespecie	Llamado de vuelo y de alarma	Subespecies diferenciadas	Summers y Jardine (2005).
<i>Campylorhynchus rufinucha</i>	Passeriformes	Subespecie	Canto	Subespecies diferenciadas	Sosa-López y cols. (2013).
<i>Junco</i>	Passeriformes	Subespecie	Canto	Subespecies	Pieplow y

<i>pheonotus</i>				diferenciadas	Francis (2011).
<i>Campylopterus brevipennis</i>	Apodiformes	Poblacional (leks)	Canto	Gradiente	González y Ornelas (2014).
<i>Campylopterus brevipennis</i>	Apodiformes	Subespecies	Canto	Subespecies diferenciadas	González y cols. (2011).
<i>Nestor notabilis</i>	Psittaciformes	Poblacional	Llamados de contacto	Gradiente	Bondo y Diamond (2005).
<i>Aratinga canicularis</i>	Psittaciformes	Poblacional	Llamados de contacto	Gradiente	Bradbury y cols. (2001).
<i>Amazona leucocephala</i>	Psittaciformes	Poblacional (islas)	Llamado de vuelo	Dialectos	Reynolds y cols. (2010).
<i>Platycercus zonarius</i>	Psittaciformes	Subespecie	Llamado de vuelo	Subespecies diferenciadas (dialectos)	Baker (2008).
<i>Platycercus elegans</i>	Psittaciformes	Subespecie	Llamados de contacto	Gradiente	Ribot y cols. (2012).

## Justificación

Las subespecies de guacamaya verde *A. m. militaris*, *A. m. bolivianus* y *A. m. mexicanus* (descritas en los años 1766, 1908 y 1915 respectivamente) fueron descritas con base en caracteres morfológicos y distribución geográfica. Desde entonces, se ha aportado muy poca información sobre la variación en rasgos de los individuos de estas subespecies y la presencia de estas subespecies no ha sido validada formalmente. La única validación formal ha comprobado la presencia de diferencias filogenéticas entre individuos de la subespecie *A. m. mexicanus* y *A. m. bolivianus*, las subespecies de los extremos de distribución de la especie. Entonces la validez de estas tres subespecies está aún sin resolver, particularmente en rasgos vocales. Por lo que el presente trabajo aportará conocimiento sobre si las subespecies podrían diferenciarse en sus vocalizaciones. La información obtenida de este estudio podrá sugerir sobre el aislamiento histórico entre las subespecies en la guacamaya verde, lo que permitirá aportar información sobre la historia evolutiva de dichas subespecies, así como resaltar regiones de interés para la conservación.

A pesar de que recientemente se ha aportado evidencia de que la guacamaya verde (*Ara militaris*) y la guacamaya ambigua (*Ara ambiguus*) son especies cercanamente emparentadas (Eberhard y cols. 2015), no existe un estudio formal acerca de cómo se refleja esto sobre la diferenciación vocal entre estas dos especies. Este estudio aportará información al respecto, lo que podrá sugerir acerca de la historia evolutiva de estas especies.

## Hipótesis

- Las subespecies de guacamaya verde (*Ara militaris*) son distintas vocalmente.

La predicción es que si las subespecies han divergido culturalmente al quedar aisladas durante su historia evolutiva, las poblaciones de una subespecie serán vocalmente más similares entre sí en comparación con poblaciones de otra subespecie.

- La guacamaya ambigua (*Ara ambiguus*) y la guacamaya verde (*Ara militaris*) son especies que difieren vocalmente.

Nuestra predicción es, que las vocalizaciones serán más similares entre individuos de cada especie en comparación con las vocalizaciones de individuos entre especies.

## Objetivos

- **General.**

Determinar patrones de variación vocal de la guacamaya verde (*Ara militaris*) y la guacamaya ambigua (*Ara ambiguus*) a diferentes escalas, tanto geográficas como taxonómicas.

- **Particulares.**

1. Determinar la presencia de diferencias vocales entre la guacamaya ambigua (*Ara ambiguus*) y la guacamaya verde (*Ara militaris*).
2. Determinar la presencia de diferencias vocales entre las tres subespecies de la guacamaya verde (*Ara militaris*), y a diferentes niveles geográficos.

## Metodología

### *La guacamaya verde y la guacamaya ambigua*

La guacamaya verde (*Ara militaris*) es un psitácido de tamaño grande, posee un mechón de plumas rojas en la frente y en la cara presenta líneas de plumas sobre la piel desnuda. La garganta es de color café a rojizo. Las coberteras superiores de la cola y los bordes de las primarias son azules. La parte interna de la cola es oliva a amarilla y café rojiza, con azul en el borde en la parte externa. El pico y las patas son negruzcas. El iris es amarillo (Gómez-Garza, 2015).

Tabla 2. Características morfométricas y morfológicas de las subespecies de guacamaya verde (*Ara militaris*) (Forshaw y Knight, 2006; Gómez-Garza, 2015)

Subespecie	Ala (mm)	Culmen expuesto (mm)	Cola (mm)	Tarso (mm)	Coloración plumaje
<i>A. m. militaris</i>	358.4	55.6	372.6	32.5	El tono verde del cuerpo es más brillante y los destellos azules de la cabeza son más notorios
<i>A. m. bolivianus</i>	362.2	56.6	352.1	33.5	Garganta café rojizo, las coberteras del oído con bases rojizas y un azul más oscuro en las primarias y en la punta de la cola.
<i>A. m. mexicanus</i>	372.4	59.3	381.1	34.2	Parecida a las anteriores, pero más grande.

Se ha sugerido que la especie cuenta con tres subespecies (ITIS, 2015): *A. m. mexicanus* (Ridgway, 1915), *A. m. militaris* (Linnaeus, 1766) y *A. m. bolivianus* (Reichenow, 1908),



aunque no existe una evaluación que valide esto. Estas subespecies se diferencian por caracteres morfológicos (tabla 2) (Forshaw y Knight, 2006) y por su distribución geográfica (fig. 2), aunque las tres subespecies presentan una coloración verde en el cuerpo, con tonos azulados brillantes en la cabeza y nuca.

La distribución actual de las subespecies de *A. militaris* abarca las principales cadenas montañosas de la región neotropical (fig.2). *A. m. militaris* se distribuye en la cordillera de los Andes en los países de Venezuela, Colombia, Ecuador, Perú y norte de Bolivia (Birdlife International 2013b, 2015; Juárez y cols., 2012). La subespecie *A. m. bolivianus* habita mayormente en Bolivia, bajando también por la cordillera de los Andes, hasta una porción norteña de esta misma cadena montañosa en Argentina (Birdlife International, 2013b; Juárez y cols., 2012). *A. m. mexicanus* es una subespecie exclusiva de México, distribuyéndose principalmente en la Sierra Madre Oriental, desde el centro de Sonora y Chihuahua hasta Guerrero, y la Sierra Madre Occidental, desde Nuevo León y Durango a Oaxaca (Howell y Webb, 1995; Juárez y cols., 2012).

Esta guacamaya habita principalmente desde bosques templados hasta bosques húmedos al nivel del mar, abarcando distintos tipos de vegetación como bosques tropicales y subtropicales, secos a semihúmedos y caducifolios a subcaducifolios, y se considera una especie asociada a paredes rocosas (Juárez y cols., 2012; Gómez-Garza, 2015; Eberhard y cols., 2015). Es una especie endémica de América, al igual que todos los miembros del género *Ara* (Birdlife International, 2013b).

Tradicionalmente se ha considerado a la guacamaya ambigua (*Ara ambiguus*) como un taxón cercanamente emparentado a la guacamaya verde, y en ocasiones, se incluía como subespecie de la guacamaya verde (Lepage, 2014). La guacamaya ambigua cuenta con dos subespecies, *A. a. ambiguus* (Bechstein, 1811) y *A. a. guayaquilensis* (Chapman, 1925) (tabla 3). Estudios recientes han confirmado que ambas especies de guacamaya representan linajes evolutivos distintos, y por lo tanto, son especies distintas (Eberhard y cols., 2015). La guacamaya ambigua se asocia exclusivamente con bosques húmedos y bosques caducifolios (Eberhard y cols., 2015). Se distribuye principalmente en Centroamérica, bajando desde Honduras hasta Colombia y Ecuador, donde actualmente existen algunas poblaciones en simpatria con la guacamaya verde al noroeste de Colombia (fig. 1) (Eberhard y cols., 2015).

La guacamaya ambigua es visualmente muy parecida a la guacamaya verde, y se considera distinta de ésta por ser de tamaño mayor, con diferencias en las vocalizaciones (Eberhard y cols., 2015), aunque estas diferencias vocales no se han cuantificado o estudiado de forma detallada.

Tabla 3. Características morfométricas de las subespecies de guacamaya ambigua (*Ara ambiguus*) (Forshaw y Knight, 2006; Gómez-Garza, 2015).

<b>Subespecie</b>	<b>Ala (mm)</b>	<b>Culmen expuesto (mm)</b>	<b>Cola (mm)</b>	<b>Tarso (mm)</b>
<i>A. a. ambiguus</i>	391.9	70.05	412.6	36.7
<i>A. a. guayaquilensis</i>	374.0	66.0	405.0	39.0

La pérdida y fragmentación de hábitat, junto con el tráfico ilegal, ha ocasionado una disminución drástica de las poblaciones de ambas especies de guacamaya (Wright y cols., 2001; Juárez y cols., 2012; Gómez-Garza, 2015; BirdLife International, 2013a; BirdLife International, 2013b). Esto ha colocado a la guacamaya verde bajo la categoría de vulnerable en la IUCN (BirdLife International, 2013b) y en Peligro de extinción según las autoridades nacionales de México (NOM-059-ECOL-2010, SEMARNAT); y a la guacamaya ambigua en peligro crítico en la IUCN (BirdLife International, 2013a). Por lo cual, se dice que las poblaciones silvestres de la guacamaya verde podrían estar potencialmente aisladas (Forshaw y Knight, 2006; Rivera-Ortiz y cols. 2008; Eberhard y cols. 2015).



Fig 1. Mapas de la distribución actual de la guacamaya ambigua (*Ara ambiguus*). Modificado de CornellLab, 2016.



Fig 2. Mapas de la distribución actual de la guacamaya verde (*Ara militaris*) por subespecie. En amarillo *A. m. mexicanus*, en verde *A. m. militaris* y rosa *A. m. bolivianus*. Modificado de CornellLab, 2016.

### *Obtención de vocalizaciones*

Se obtuvieron grabaciones de vocalizaciones de la guacamaya verde (*Ara militaris*) y la guacamaya ambigua (*Ara ambiguus*) de las principales bibliotecas de cantos a nivel mundial, así como de bibliotecas privadas. Estas grabaciones fueron de ubicaciones a lo largo de todo el rango de distribución de la guacamaya verde, desde México hasta Argentina, para incluir las

tres subespecies. Para la guacamaya ambigua, las vocalizaciones se obtuvieron desde Honduras a Ecuador, abarcando la distribución de sus dos subespecies. Se obtuvo un mayor número de vocalizaciones para la subespecie *A. m. mexicanus*, principalmente de contribuciones de bibliotecas privadas y de campo. Las grabaciones en campo en México se colectaron de las siguientes localidades: Jaumave (Tamaulipas), Guadalajara (Jalisco), La Palma y El Chocolate (Michoacán). Las grabaciones debieron estar correctamente identificadas y referenciadas geográficamente para ser incluidas en el análisis. Sólo se consideraron grabaciones de individuos en estado silvestre. Posteriormente se asignó la subespecie de guacamaya correspondiente a la grabación dependiendo del origen geográfico de ésta.

Se hizo una inspección visual preliminar de las vocalizaciones para seleccionar aquellas de mejor calidad para los análisis. Una de las vocalizaciones que son muy frecuentemente producidas dentro del repertorio de psitácidos son las consideradas vocalizaciones de contacto, ya que ayudan a mantener el contacto de los individuos a diferentes niveles (pareja, parvada, etc.) (Bradbury, 2003). En nuestro análisis incluimos el tipo de vocalización de contacto, que es el más frecuentemente producido, y el tipo de vocalización que consideramos es funcionalmente representativo entre regiones, para poder hacer la comparación.

Cuando existían indicios de que había más de un individuo por grabación, estas grabaciones fueron revisadas cuidadosamente y los individuos fueron separados. Aquellas vocalizaciones donde no fue posible determinar que se trataba de individuos diferentes no fueron incluidas, solo se consideraron las vocalizaciones donde había certeza de que se trataba del mismo individuo. Una vocalización por individuo fue incluida. Incluir un número mayor de vocalizaciones por individuos podría haber ayudado a considerar la variabilidad individual en el análisis, pero disminuía el número de individuos en el análisis. Esto ya que existían algunos individuos con un máximo de una vocalización en nuestra base de datos por cuestiones de muestreo o de calidad de la grabación. Así al incluir un mayor número de individuos por sitio se podría tener una mejor representación de la variabilidad de individuos por sitio con buena calidad. Las vocalizaciones que se analizaron fueron extraídas de las grabaciones originales usando el programa Raven Pro 1.5.

Se realizó una evaluación de la similitud de las vocalizaciones para determinar patrones de variación geográfica entre especies y entre subespecies, con dos enfoques: espectral y paramétrico, que se describen a continuación.

#### *Enfoque espectral*

Primero, la evaluación de la similitud de las vocalizaciones se hizo siguiendo un enfoque espectral. Para esto se realizaron correlaciones cruzadas de espectrogramas (Cortopassi y Bradbury 2000). Los análisis de correlaciones cruzadas se llevaron a cabo en el programa Signal (versión.5.0) usando la función `xcorr`. En este procedimiento, se obtuvo un índice de similitud al comparar cada una de las vocalizaciones con otras, donde los valores cercanos a 1 indican que las vocalizaciones son más similares y valores cercanos a 0 indican que las vocalizaciones son menos similares. Estos valores se acomodaron en una matriz de similitud.

#### *Enfoque paramétrico*

Otro enfoque que se empleó para la evaluación de similitud fue el enfoque paramétrico que consistió en la obtención de parámetros acústicos. Se obtuvieron originalmente 25 variables acústicas, de las cuales se eligieron ocho parámetros acústicos. Estos parámetros se escogieron considerando que describieran mejor las propiedades de las vocalizaciones (Ej. Frecuencia fundamental) así como los utilizados en la mayoría de estudios vocales (ej. Duración y frecuencia pico), descartando los parámetros derivados de otros parámetros (ej. Desviación estándar, cuartiles, etc.) (tabla 4). Estos parámetros se obtuvieron a través del paquete “seewave” (Sueur y cols. 2008) y “warbleR” (Arayas-Salas y Smith-Vidaurre 2016) del software R.

Tabla 4. Parámetros acústicos obtenidos con su respectivo software.

	<b>Parámetros</b>	<b>Software utilizado</b>
1	Duración del llamado	R, paquete <i>warbleR</i> (función <i>specan</i> )
2	Frecuencia pico	R, paquete <i>warbleR</i> (función <i>specan</i> )
3	Frecuencia promedio	R, paquete <i>seewave</i> (función <i>specprop</i> )
4	Sesgo	R, paquete <i>seewave</i> (función <i>specprop</i> )
5	Kurtosis	R, paquete <i>seewave</i> (función <i>specprop</i> )
6	Frecuencia fundamental promedio	R, paquete <i>seewave</i> (función <i>autoc</i> )
7	Frecuencia instantánea promedio	R, paquete <i>seewave</i> (función <i>ifreq</i> )
8	Frecuencia dominante promedio	R, paquete <i>seewave</i> (función <i>dfreq</i> )

#### *Análisis estadísticos: Enfoque espectral*

Para el enfoque espectral se construyeron dos tipos de matrices hipotéticas. Por un lado, se construyeron matrices hipotéticas de membresía con codificación de 0 y 1. El número 0 fue usado para indicar aquellas vocalizaciones de una comparación pareada que pertenecían a un mismo grupo. El número 1 fue usado para indicar si dos vocalizaciones en comparaciones pareadas pertenecían a grupos distintos. Además, se construyó otro tipo de matriz, utilizando las distancias geográficas entre los sitios donde las vocalizaciones fueron obtenidas. Se espera encontrar una asociación de la matriz de similitud con la matriz de distancia, cuando exista una diferenciación vocal debido a un efecto de distancia, indicando un patrón de gradiente de diferenciación vocal. Estas matrices hipotéticas se analizaron con la matriz de similitud por medio de pruebas de Mantel, con el programa ZT, usando 1000 aleatorizaciones (Bonnet y Van de Peer 2002). La prueba de Mantel permite utilizar una matriz que represente una clasificación hipotética y utiliza las porciones no redundantes de las matrices, desplegándolas en vectores de columna y calculando una correlación entre dichos vectores (Buttigieg y Ramette, 2014). Por lo tanto, si la similitud en las vocalizaciones corresponde con las membresías de especies, se espera encontrar una asociación de las matrices de similitud con la matriz de membresía por especie.

**Comparación entre las subespecies de guacamaya verde:** para determinar si los caracteres acústicos coincidían con los límites distinguidos de las subespecies, se evaluó la similitud entre las subespecies, de la guacamaya verde. Se construyó una matriz hipotética para cada subespecie, donde 0 se codificó para las vocalizaciones que pertenecían a la misma subespecie, y 1 cuando procedían de distinta subespecie. Esta matriz hipotética se comparó con la matriz de similitud utilizando la prueba de Mantel, como se describió previamente. Si la similitud en las vocalizaciones corresponde con las subespecies se encontraría una asociación de las matrices de similitud con la matriz de subespecie.

Se decidió hacer una agrupación de las subespecies por regiones. Debido a la distribución contemporánea de las subespecies decidimos agrupar las subespecies (*A. m. militaris* y *A. militaris bolivianus*) en la región de Sudamérica. Luego, la subespecie de México (*A. m. mexicanus*) fue considerada en otra región geográfica. Esto nos permitió comparar las vocalizaciones donde se produjo un aislamiento geográfico con aquellas con una distribución continua del rango de distribución. Además, ya que *A. m. bolivianus* contó solo con 19 vocalizaciones, consideramos que la desproporción de tamaño de muestra de esta subespecie respecto a las otras dos podría estar sesgando nuestros resultados sobre la diferenciación entre subespecies.

Se comparó la matriz de similitud con una matriz hipotética de membresía por región, donde 0 correspondió a las vocalizaciones provenientes de la misma región en comparaciones pareadas y 1 cuando representaron regiones distintas. Si estas dos grandes regiones representan entidades vocales distintas, se espera encontrar una relación entre la matriz de similitud con la matriz de membresía regional. Ambas comparaciones se hicieron mediante pruebas de Mantel, conforme a lo ya descrito en párrafos anteriores.

Además, análisis posteriores fueron realizados entre la matriz de similitud vocal y una matriz hipotética de membresía de sitio a nivel continental sin considerar la subespecie. La matriz hipotética se codificó como 0 cuando las grabaciones eran de la misma localidad y 1 cuando pertenecían a distinta localidad. Se consideraron pertenecientes a una misma localidad aquellas grabaciones con una distancia de separación menor a 60 kilómetros. Una correlación entre las matrices de similitud y la matriz de membresía de sitio indicaría que existe una diferenciación vocal entre las localidades a lo largo de la distribución de la especie.



Posteriormente se evaluó si existía un gradiente a lo largo de todo el continente independientemente de la subespecie. Para esto se comparó la matriz de similitud combinando las tres subespecies con una matriz de distancia geográfica de los sitios de colecta de las vocalizaciones. Una correlación entre las matrices de similitud y de distancia indicaría que existe un gradiente vocal a lo largo de la distribución de la especie.

**Comparación entre la guacamaya ambigua y la guacamaya verde:** se decidió evaluar si la separación filogenética encontrada para ambas especies de guacamayas podría ser detectada en su rasgo vocal. Para esto se comparó la similitud de las vocalizaciones entre especies de guacamayas. La matriz hipotética se construyó con 0 indicando que las vocalizaciones pertenecían a la misma especie y 1 cuando las vocalizaciones pertenecían a diferente especie.

*Análisis estadísticos:* Enfoque paramétrico

Debido a que algunas de las variables obtenidas en el enfoque paramétrico pueden co-variarse y ser redundantes, se realizó un Análisis de Componentes Principales (PCA) en el software SPSS v17.0. Se utilizó una matriz de correlación, con rotación varimax. Los componentes principales elegidos fueron aquellos con valores propios mayores a uno. Este análisis ayuda a reducir tantas variables posibles que están correlacionadas, en pocos componentes principales, de manera que se busca que la mayor cantidad de varianza posible, en la variable dependiente, sea capturada con la menor cantidad de componentes principales (Buttigieg y Ramette, 2014).

**Comparación entre la guacamaya ambigua y la guacamaya verde, y entre las subespecies de guacamaya verde:** para saber si las especies, así como las subespecies, de guacamaya difieren en parámetros acústicos, se realizó un MANOVA en el programa SPSS v17.0 utilizando las variables paramétricas. Para esto se utilizaron los componentes principales obtenidos con valores mayores a uno. Esta prueba nos indica si las especies y subespecies difieren en al menos un componente tomando un enfoque multiparamétrico. Si se encuentran diferencias significativas en el enfoque multiparamétrico, posteriormente se realiza una prueba de ANOVA por componente, para detectar en qué componente existían diferencias entre especies y subespecies. Además, posteriormente se aplicó la prueba post hoc de Dunnett para

detallar las diferencias entre subespecies de guacamaya verde, ya que estas son tres. Cuando existen más de dos grupos a comparar entre sí, la prueba de Dunnett permite hacer comparaciones múltiples por parejas después de un ANOVA, y por tanto, conocer qué grupos son los que difieren entre sí. Por lo que esta prueba se utilizó para conocer qué componentes principales las subespecies de guacamaya verde se diferenciaban vocalmente entre sí.

Como se mencionó anteriormente, las subespecies de guacamaya verde fueron agrupadas en regiones, México y Sudamérica. Por lo cual se realizaron los mismos análisis mencionados previamente de MANOVA sobre los componentes principales con valores mayores a uno, para determinar qué componentes acústicos se diferencian estas regiones.

## Resultados

Se obtuvieron un total de 354 grabaciones crudas, de diferente duración de tiempo, provenientes de los siete países donde se distribuye la guacamaya verde (*Ara militaris*), y para seis de los siete países en el caso de la guacamaya ambigua (*Ara ambiguus*). Se obtuvieron grabaciones de nueve colecciones privadas y se envió solicitud para obtener grabaciones a un total de 390 instituciones, de los cuales se obtuvo respuesta de 115 ellos. Se muestreó en campo dentro de la república mexicana y se obtuvo la siguiente cantidad de grabaciones crudas: Tamaulipas (Jaumave: 64 grabaciones), Michoacán (La Palmita: siete grabaciones; El Chocolate :dos grabaciones) y Jalisco (Guadalajara: tres grabaciones).

El total de grabaciones crudas obtenidas para la guacamaya verde son 317, representando 285 grabaciones para *A. m. mexicanus*, 85 para *A. m. militaris* y siete para *A. m. bolivianus*. Para la guacamaya ambigua se obtuvo 37 grabaciones crudas, de seis de los siete países donde se distribuye esta especie (tabla 5, tabla 6 y figura 4). Para la guacamaya verde, se obtuvieron grabaciones para las tres subespecies a través de las bibliotecas de Xeno-canto, Macaulay Library de The Cornell Lab of Ornithology, Florida Museum of Natural History, British Library, Fonozoo, Museo de Zoología de la UNAM, de colecciones privadas, así como las obtenidas en campo. Para la guacamaya ambigua, estas se obtuvieron de Xeno-canto, Avocet, Florida Museum of Natural History, Library de The Cornell Lab of Ornithology, British Library y The Ara Project.

De cada grabación cruda obtenida se realizaron cortes para cada vocalización (fig. 3), y se agruparon por individuo en base a la inspección visual y auditiva. Se obtuvieron 126 cortes individuales para la guacamaya ambigua y 758 cortes individuales para la guacamaya verde. De la vocalización de contacto más común para cada zona, se seleccionó un total de 43 cortes individuales para la guacamaya ambigua (31 cortes para la subespecie *A. a. ambiguus* y 12 para *A. a. guayaquilensis*), y 283 cortes individuales para la guacamaya verde (19 para la subespecie *A. m. bolivianus*, 114 para *A. a. militaris* y 150 cortes para *A. m. mexicanus*) (tabla 5 y 6), para igual número de individuos.

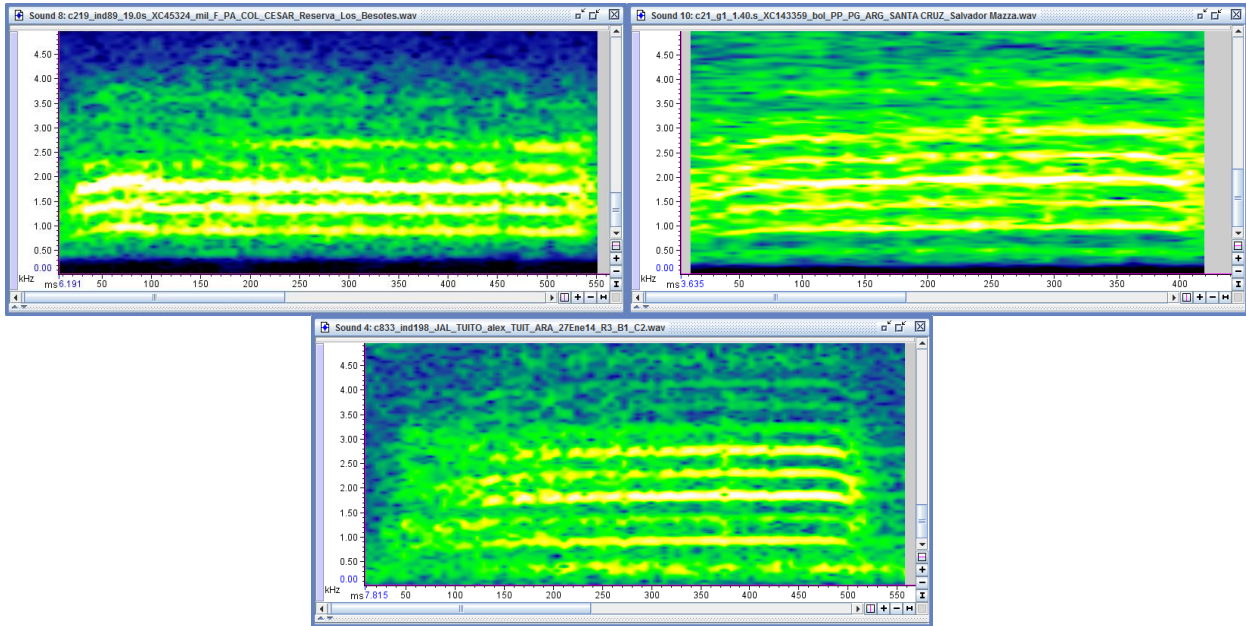


Fig 3. Espectrogramas de un ejemplo de vocalización de contacto de guacamaya verde (*Ara militaris*) para cada subespecie, realizado en Raven Pro 1.5, utilizado para este análisis. Superior izquierda: *A. m. militaris*, superior derecha: *A. m. bolivianus*, inferior: *A. m. mexicanus*.

Tabla 5. Países y localidades representadas según la subespecie de guacamaya verde (*Ara militaris*).

Número de sitio	Taxón	País	Estado/Provincia	Localidad	Número de cortes utilizados
1	<i>A. m. mexicanus</i>	México	Guerrero	Copalillo	30
2			Jalisco	Bioto	4
3				Boca Tomatlán	2
4				El Tuito	7
5				Bahía de Banderas	4
6				Cajón de Peñas	25
7				Guadalajara	3

<b>Número de sitio</b>	<b>Taxón</b>	<b>País</b>	<b>Estado/ Provincia</b>	<b>Localidad</b>	<b>Número de cortes utilizados</b>
8	<i>A. m. mexicanus</i>	México	Jalisco	Sin localidad	2
9			Michoacán	La Palma	6
10				El Chocolate	2
11			Nayarit	Localidad sin nombre	1
12			Oaxaca	Cañón del Sabino	4
13			Querétaro	Sótano del barro	15
14			Sinaloa	El palmito	1
15				Cosalá	9
16				Panuco	6
17			San Luis Potosí	El Naranjo	4
18				El Marguez (localidad sin georreferencia)	4
19			Sonora	Rancho Santa Barbara	6
20				Km 260 a Yecora	2
21			Tamaulipas	Jaumave	13
22	<i>A. m. militaris</i>	Colombia	Arauca	Predio El Oso	4
23			Magdalena	Sierra Nevada de Sta. Marta	1
24			César	Reserva Los Besotes	21
25			La Guajira	La Distracción	2
26			Caqueta	Picachos	7
27			Antioquía	Río Bauritica Cauca (sitio sin georreferencia)	4
28			Ecuador	Narupa	Loreto road
29		Zamora		Miazi	3

<b>Número de sitio</b>	<b>Taxón</b>	<b>País</b>	<b>Estado/ Provincia</b>	<b>Localidad</b>	<b>Número de cortes utilizados</b>		
			Chinchipe				
<b>30</b>	<i>A. m. militaris</i>	Ecuador	Morona Santiago	e-slope	1		
<b>31</b>			Napo	Wild Sumanco	6		
<b>32</b>				San Rafael	2		
<b>33</b>				Napo Galeras	4		
<b>34</b>				Narupa-Loreto road	3		
<b>35</b>				Pan de azúcar	1		
<b>36</b>				Sucumbios	Lumbaqui	2	
<b>37</b>				Rio Coca	2		
<b>38</b>		Perú		Huanuco	Parque Nacional Tingo María	8	
<b>39</b>					Cajamarca	Tamborapa	5
<b>40</b>						Tablosos	3
<b>41</b>					San Martín	Localidad sin nombre	5
<b>42</b>					Madre de Dios	Amazonia Lodge	1
<b>43</b>					Cuzco	San Pedro	9
<b>44</b>					Bolivia	La Paz	Cerro Asunta Pata
<b>45</b>		Machuriapo	14				
<b>46</b>		Santa Cruz	Reserva Pilon Lajas	2			
<b>47</b>		<i>A. m. bolivianus</i>	Bolivia	Santa Cruz	Refugio Volcanes	2	
<b>48</b>			Argentina	Salta	Salvador Mazza	17	

Tabla 6. Países y localidades representadas para la guacamaya ambigua (*Ara ambiguus*).

Número de sitio	Taxón	País	Estado/Provincia	Localidad	Número de cortes utilizados		
49	<i>A. a. ambiguus</i>	Panamá	Darien	Cana	3		
50		Nicaragua	Río San Juan	Reserva Indio Maíz	1		
51		Costa Rica	Limon	Manzanillo	8		
52				Colorado	1		
53			Heredia	La Selva	6		
54				Finca El Plástico	4		
55				La Trimbia Lodge	1		
56				Parque Nacional Braulio Carrillo	2		
57				Puerto viejo de Sarapiquí	5		
58			<i>A. a. guayaquilensis</i>	<b>Ecuador</b>	Imbabura	Alto Tambo	3
59					Guayas	Churute	4
60	Esmeraldas	Playa de oro			3		
61		Rio san Miguel Charco Vicente			2		

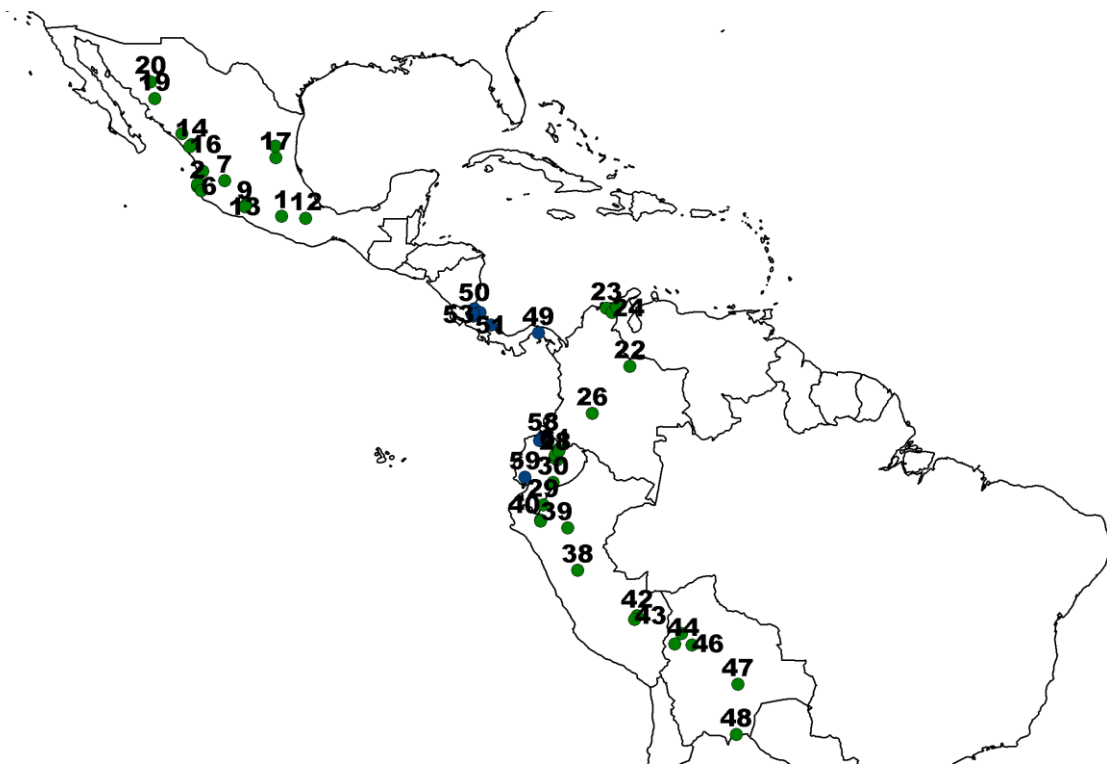


Fig 4. Mapa de localidades representadas de las grabaciones obtenidas para cada especie de guacamaya. Círculos verde: *Ara militaris*, círculos azul: *Ara ambiguus*. El número sobre cada círculo corresponde con la localidad correspondiente numerada en la tabla 5 y tabla 6.

1. Similitud vocal entre la guacamaya ambigua y la guacamaya verde:

**Enfoque espectral:** la prueba de Mantel señaló que existe una correlación significativa entre la matriz de similitud vocal con la matriz de membresía de especie de guacamayas (tamaño de matriz = 326,  $r = 0.058663$ ,  $p = 0.0145$ ), lo que indica una diferenciación vocal entre especies.

**Enfoque paramétrico:** para la comparación entre especies de guacamaya, el análisis de componentes principales (PCA) resumió las variables acústicas en un total de tres componentes con valores propios mayores a uno, los cuales explican en conjunto el 77.6% de



la varianza total de las variables acústicas (tabla 7). El primer componente (CP1) fue el componente principal que incluyó la mayor cantidad de variables, donde la frecuencia dominante y la frecuencia pico fueron los que contribuyeron principalmente a explicar la variación. Para el CP2, las variables acústicas que contribuyeron más a explicar la variabilidad fueron la curtosis y el sesgo. Para el último componente (CP3), la frecuencia fundamental promedio, la frecuencia promedio, la frecuencia instantánea promedio y la duración, fueron las variables acústicas que contribuyeron más a explicar la variabilidad.

Tabla 7. Resultados del análisis de componentes principales. Las variables acústicas con la mayor carga para cada componente se muestran en negritas.

	<b>CP1</b>	<b>CP2</b>	<b>CP3</b>
Valor propio	3.33	1.71	1.16
Varianza explicada (%)	41.69	21.39	14.58
Varianza explicada acumulada (%)	41.69	63.09	77.67
Frecuencia dominante promedio	<b>.909</b>	-.210	.217
Frecuencia pico	<b>.858</b>	.011	-.172
Curtosis	-.052	<b>.979</b>	.087
Sesgo	-.186	<b>.972</b>	-.029
Frecuencia fundamental promedio	-.089	.025	<b>.825</b>
Frecuencia promedio	.558	-.175	<b>.748</b>
Frecuencia instantánea promedio	.636	-.297	<b>.637</b>
Duración	-.008	-.059	<b>-.299</b>

Los resultados de MANOVA sugieren diferencias entre las especies de guacamaya en al menos uno de los componentes principales (Pillai's Trace  $F = 2.778$ ,  $p = 0.041$ ). Pruebas posteriores de ANOVA por componente indicó que el componente que difirió significativamente entre especies de guacamayas fue el CP2 (CP1:  $F_1 = 0.006$ ,  $P = 0.940$ , CP2:  $F_1 = 4.683$ ,  $P = 0.031$ , CP3:  $F_1 = 3.306$ ,  $P = 0.070$ ).

## 2. Similitud vocal entre las subespecies de guacamaya verde:

**Enfoque espectral:** la prueba de Mantel señaló que existe una correlación significativa para la matriz de similitud vocal con la matriz de membresía de subespecie para la guacamaya verde

(tamaño de matriz = 283,  $r = 0.021482$ ,  $p = 0.0494$ ), indicando una diferenciación vocal entre estas subespecies.

**Enfoque paramétrico:** para las subespecies de guacamaya verde, el PCA dio un total de tres componentes con valores propios mayores a uno, que explican en conjunto el 79.5% de la varianza total de las variables acústicas (tabla 8). Los parámetros acústicos que obtuvieron mayor carga en el CP1 fueron la frecuencia promedio, la frecuencia instantánea promedio y la frecuencia dominante promedio. Para el CP2, las variables que contribuyeron fueron la duración, la curtosis, el sesgo y la frecuencia pico. Para el último componente (CP3), la frecuencia fundamental promedio fue el parámetro acústico que obtuvo la mayor carga.

Tabla 8. Resultados del análisis de componentes principales. Las variables acústicas con la mayor carga para cada componente se muestran en negritas.

	CP1	CP2	CP3
Valor propio	4.07	1.20	1.07
Varianza explicada (%)	50.97	15.09	13.46
Varianza explicada acumulada (%)	50.97	66.07	79.53
Frecuencia promedio	<b>.946</b>	-.056	-.104
Frecuencia instantánea promedio	<b>.891</b>	-.141	.106
Frecuencia dominante promedio	<b>.753</b>	-.240	.257
Duración	.066	<b>.896</b>	.248
Curtosis	-.556	<b>.648</b>	-.295
Sesgo	-.574	<b>.619</b>	-.327
Frecuencia pico	.342	<b>-.555</b>	.335
Frecuencia fundamental promedio	.053	-.005	<b>.944</b>

Para las subespecies de guacamaya verde, MANOVA señaló diferencias entre las subespecies en al menos un componente (Pillai's Trace  $F = 5.437$ ,  $p = <0.05$ ) (tabla 9). Evaluaciones posteriores de cada componente indicaron que los componentes que difirieron para las subespecies de guacamaya verde fueron el CP1 y el CP2 (CP1:  $F_2 = 8.19$ ,  $p <0.05$ , CP2:  $F_2 = 6.31$ ,  $p = 0.002$ , CP3:  $F_2 = 2.57$ ,  $p = 0.078$ ).

Las comparaciones de la prueba post-hoc de Dunett por subespecie de guacamaya verde señaló que *A. m. mexicanus* difirió con *A. m. militaris* en los CP1 y CP3, y difirió con *A. m. bolivianus* en el CP1 y CP2. *A. m. militaris* difirió con *A. m. bolivianus* en el CP2 (tabla 9).

Tabla 9. Resultados de la prueba post-hoc de Dunett para la comparación entre subespecies. Diferencias significativas entre grupos se resaltan en negrita.

	Subespecie	Subespecie	Diferencia promedio	Error estándar	95% Intervalos de confianza	
					Límite inferior	Límite superior
CP1	<i>A. m. militaris</i>	<i>A. m. mexicanus</i>	<b>-2.09</b>	0.48	-3.23	-0.95
		<i>A. m. bolivianus</i>	-0.369	0.25	-1.01	0.27
	<i>A. m. mexicanus</i>	<i>A.m. militaris</i>	<b>2.09</b>	0.48	0.95	3.23
		<i>A. m. bolivianus</i>	<b>1.72</b>	0.52	0.47	2.97
	<i>A. m. bolivianus</i>	<i>A. m. militaris</i>	0.36	0.25	-0.27	1.01
		<i>A. m. mexicanus</i>	<b>-1.72</b>	0.52	-2.97	-0.47
CP2	<i>A. m. militaris</i>	<i>A. m. mexicanus</i>	-0.54	0.25	-1.13	0.05
		<i>A. m. bolivianus</i>	<b>1.09</b>	0.27	0.40	1.79
	<i>A. m. mexicanus</i>	<i>A.m. militaris</i>	0.54	0.25	-0.05	1.13
		<i>A. m. bolivianus</i>	<b>1.63</b>	0.30	0.89	2.38
	<i>A. m. bolivianus</i>	<i>A. m. militaris</i>	<b>-1.09</b>	0.27	-1.79	-0.40
		<i>A. m. mexicanus</i>	<b>-1.63</b>	0.30	-2.38	-0.89
CP3	<i>A. m. militaris</i>	<i>A. m. mexicanus</i>	<b>-1.16</b>	0.48	-2.31	-0.02
		<i>A. m. bolivianus</i>	-0.09	0.25	-0.72	0.54
	<i>A. m. mexicanus</i>	<i>A.m. militaris</i>	<b>1.16</b>	0.48	0.02	2.31
		<i>A. m. bolivianus</i>	1.07	0.52	-0.18	2.33
	<i>A. m. bolivianus</i>	<i>A. m. militaris</i>	0.09	0.25	-0.54	0.72
		<i>A. m. mexicanus</i>	-1.07	0.52	-2.33	0.18

### *3. Similitud vocal de la guacamaya verde a nivel regional*

Para la guacamaya verde, considerando todas las vocalizaciones a nivel continental como un grupo, la prueba de Mantel encontró una correlación significativa entre la matriz de similitud con la matriz de membresía por sitio de grabación de vocalizaciones (tamaño de matriz = 273,  $r = 0.104549$ ,  $p = <0.05$ ). Por otro lado, no se encontró una correlación significativa entre la matriz de similitud vocal con la matriz de distancia geográfica (tamaño de matriz = 273,  $r = 0.011320$ ,  $p = 0.1998$ ). Esto que sugiere una carencia de gradiente vocal desde México hasta Argentina, pero sí una diferenciación por sitio al considerar todas las grabaciones independientemente de la subespecie.

Cuando se evaluó la presencia de diferenciación vocal entre las regiones de México y Sudamérica, la prueba Mantel encontró una correlación significativa entre la matriz de similitud vocal con la matriz de membresía regional (tamaño de matriz = 283,  $r = 0.097152$ ,  $p = <0.05$ ). De igual forma, se encontró una correlación significativa de la matriz de similitud vocal con la matriz de distancia geográfica en cada región (México: tamaño de matriz = 144,  $r = 0.10123$ ,  $p = 0.0019$ ; Sudamérica: tamaño de matriz = 129,  $r = 0.06523$ ,  $p = 0.0079$ ). Esto no solo indica una diferenciación vocal por región, pero también que existe un gradiente vocal hacia el interior de cada una de las regiones.

Así mismo, considerando las dos regiones (México y Sudamérica) para la guacamaya verde, el PCA dio un total de tres componentes, con valores propios mayores a uno, que explican en conjunto el 78.8% de la varianza total de las variables acústicas (tabla 10). Los parámetros acústicos que obtuvieron mayor carga en el CP1 fueron la frecuencia promedio, la frecuencia fundamental promedio y la frecuencia instantánea promedio. Para el CP2, la frecuencia pico y la frecuencia dominante promedio contribuyeron para este componente. Finalmente, para el CP3 las variables que obtuvieron mayor peso fueron la curtosis, el sesgo y la duración.

Tabla 10. Resultados del análisis de componentes principales. Las variables acústicas con la mayor carga para cada componente se muestran en negritas

	<b>CP1</b>	<b>CP2</b>	<b>CP3</b>
Valor propio	3.50	1.57	1.22
Varianza explicada (%)	43.84	19.64	15.31
Varianza explicada acumulada (%)	43.84	63.48	78.80
Frecuencia promedio	<b>.836</b>	.440	-.143
Frecuencia fundamental promedio	<b>.786</b>	-.224	.159
Frecuencia instantánea promedio	<b>.758</b>	.522	-.262
Frecuencia pico	-.083	<b>.888</b>	.024
Frecuencia dominante promedio	.346	<b>.881</b>	-.202
Curtosis	-.089	-.074	<b>.947</b>
Sesgo	-.280	-.229	<b>.907</b>
Duración	-.008	-.059	<b>-.299</b>

Para comparaciones entre regiones en la guacamaya verde, los resultados de MANOVA sugieren diferencias entre las regiones de México y Sudamérica en al menos uno de los componentes principales (Pillai's Trace  $F = 10.067$ ,  $p < 0.05$ ). Las pruebas posteriores de ANOVA por componente, indicó que los componentes que difirieron significativamente fueron el CP1 y el CP2 (CP1:  $F_1 = 23.9$ ,  $p < 0.05$ , CP2  $F_1 = 6.68$ ,  $p = 0.010$ , CP3:  $F_1 = 1.73$ ,  $p = 0.188$ ).

## Discusión

### *1. Similitud vocal entre la guacamaya ambigua y la guacamaya verde*

Los diferentes análisis concordaron con una diferenciación vocal entre la guacamaya verde (*Ara militaris*) y la guacamaya ambigua (*Ara ambiguus*). Esto indica que a pesar de que los psitácidos poseen aprendizaje vocal, y por lo tanto los rasgos vocales pueden modificarse por procesos culturales, estos pueden funcionar como rasgos fenotípicos para distinguir entre especies cercanamente relacionadas. Esto concuerda con lo observado en otras especies de aves con aprendizaje vocal, donde se ha encontrado una concordancia de la diferenciación vocal con los límites filogenéticos y geográfico de especie (Irwin, 2008, Grant y Grant, 2006, Valderrama y cols. 2007).

Se considera que el origen de los psittaciformes es gondwánico (Wright y cols. 2008), lo que explica por qué el número mayor de especies de este orden de aves se encuentra en Sudamérica en comparación con Norteamérica. La presencia de psitácidos en el hemisferio de Norteamérica se considera como producto del Gran Intercambio Biótico Americano, explicado principalmente tras el cierre del puente de Panamá, hace aproximadamente 3 millones de años (Coates y Obando 1996 citado en Dacosta y Klivka 2008). Se ha sugerido que el cierre de Panamá está relacionado con grandes cambios en los biomas, por ejemplo abriendo grandes pastizales en Sudamérica (Tavares y cols. 2006). Estos cambios de vegetación se sugieren, contribuyeron a la diversificación de la mayoría de los psitácidos, quienes aprovecharon la cantidad de nichos ecológicos disponibles (Tavares y cols. 2006.).

Con base a esto, el origen de la guacamaya verde y la guacamaya ambigua podría sugerirse entonces en algún punto en Sudamérica o inclusive, Centroamérica. Varios autores señalan que el centro de origen de los principales linajes de algunas familias tropicales de aves, como los momotos (*Coraciiformes: momotidae*) (Stiles 2009) y trogones (*Trogoniformes: Trogon*) (Dacosta y Klicka 2008), se asigna a Centroamérica, en lugar de Sudamérica, como se pensaban previamente. Se documenta que existieron pequeños grupos de islas o porciones continentales previo a la formación completa del puente de Panamá, que Stiles (2009) considera pudieron haber fungido como los responsables de la diversificación de linajes en los momotos, así como de los trogones. Tras completar el cierre de Panamá, Dacosta

y Klika (2008) argumentan que sucedieron múltiples dispersiones de trogones, tanto hacia el norte como hacia el sur, lo que explica la presencia de este grupo tanto en México como Sudamérica, lo que pudo haber sucedido de igual manera con los momotos.

Un patrón e historia evolutiva similar a la de los momotos pudo haber ocurrido con la guacamaya verde y la guacamaya ambigua. Ambos linajes pudieron haberse diversificado en Centroamérica o en alguna zona cercana a este punto. Ya que estas guacamayas poseen requerimientos ecológicos distintos (Eberhard y cols. 2015); cada guacamaya pudo haber seguido trayectorias distintas para su dispersión. Tras el cierre del puente de Panamá, la guacamaya verde pudo haberse dispersado tanto hacia el norte como el sur, siguiendo las cadenas montañosas. Mientras que la guacamaya ambigua se dispersó, desde Centroamérica hacia el ecuador, a través de la selva húmeda (Eberhard y cols., 2015). La guacamaya ambigua no pudo expandirse al resto de Sudamérica, quizá, impedida por la presencia de la zona montañosa de los Andes, ya que se considera que esta zona empezó a alcanzar sus altitudes máximas después de este periodo (Dacosta y Klicka 2008), confinando a la guacamaya ambigua casi exclusivamente a Centroamérica en bosques húmedos. Una posible explicación a esto podría deberse a que la guacamaya verde pudo haberse dispersado a un ritmo mayor que la guacamaya ambigua, lo que quizá permitió que se desplazara por la cadena montañosa antes de que alcanzara sus altitudes máximas, y posteriormente las poblaciones centroamericanas pudieron haber desaparecido.

Morfológicamente, estas especies de guacamayas no han diferido mucho en la morfología y plumaje, a pesar de que ambos linajes han estado separados, tentativa e hipotéticamente basándonos en el cierre del puente de Panamá, desde aproximadamente hace 3 millones de años. No obstante la cantidad de tiempo que estas dos especies han permanecido separadas, la diferenciación vocal de las especies solo es evidente a escala fina, como la realizada con nuestros análisis, pero no en la estructura general de la vocalización. Las vocalizaciones juegan un papel importante en el reconocimiento de individuos de la misma especie, y además se ha documentado que las aves son capaces de discriminar la lejanía filogenética en base a las vocalizaciones (Sosa-López y cols. 2016); sin embargo, se desconoce si ambas especies de guacamayas son capaces de discriminar esta diferenciación

vocal. Estudios de discriminación serían necesarios para determinar si esta diferenciación acústica ya es una barrera conductual entre especies.

## 2. Similitud vocal entre las subespecies de guacamaya verde y patrón vocal a nivel continental

Los análisis indicaron que existen diferencias entre las subespecies de guacamaya verde. Esta diferenciación vocal entre subespecies concuerda con lo encontrado en otros estudios de aves, tanto con aprendizaje vocal (Baker 2008, Toews e Irwin 2008) con o sin aprendizaje vocal (Wei y cols. 2015, Milsap y cols 2011). La prueba Mantel reveló una diferenciación por sitio cuando se analizó el patrón vocal a nivel continental, aunque esta diferenciación no siguió un gradiente vocal a esta escala. Una posible explicación para esto podría deberse a que la distribución geográfica de la guacamaya verde se muestra como un discontinuo con dos grandes regiones geográficas claramente separadas: México y Sudamérica. Cuando se analizaron estas dos regiones geográficas por separado, la prueba Mantel señaló que cada una de estas regiones presentaba una diferenciación vocal en forma de gradiente al interior de cada una. Esto sugiere que la presencia del discontinuo geográfico no estaba permitiendo observar el efecto de distancia. Además, todos los análisis coincidieron en una diferenciación vocal entre estas dos regiones, lo que indica que México y Sudamérica corresponden a dos entidades vocales distintas.

La distancia geográfica entre la ubicación más sureña de *A. m. mexicanus* respecto a la más norteña de *A. m. militaris* se calcula en 2,480 km aproximadamente. Esta distancia toma como referencia puntos con registros de las subespecies más cercanos entre sí, San José del Chilar, Oaxaca, México para *A. m. mexicanus*, y Pavarando y Carmen del Darién, Antioquía, Colombia para *A. m. militaris* (eBird, 2015). Esta especie de guacamaya no es considerada que realice migraciones de distancia larga que alcancen a cubrir esta gran distancia (Howell y Webb 1995), lo cual descarta cualquier tipo de contacto contemporáneo entre *A. m. mexicanus* con las demás subespecies, lo que explicaría porque la subespecie mexicana se ha diferenciado vocalmente del resto en algunas características de sus vocalizaciones. Por otro lado, el hecho de que el CP2 (Ej. curtosis, sesgo y duración de la vocalización) no fue diferente en la



comparación pareada de *A. m. mexicanus* con *A. m. militaris* sugiere que aún existen algunos rasgos dentro de las vocalizaciones que se han mantenido y otros se han modificado.

La diferenciación vocal entre las regiones de Norteamérica y Sudamérica se ha encontrado en otras aves. Un ejemplo es la aguililla gris, la cual era considerada hasta hace poco como una sola especie (Millsap y cols. 2011). Tanto la aguililla gris como la guacamaya verde, presentan una distribución en ambos hemisferios en el continente americano, con una disrupción en su distribución geográfica en Centroamérica, y ambas se asocian principalmente a bosques caducifolios (Millsap y cols. 2011; Eberhard y cols. 2015), lo que podría sugerir que podrían presentar una historia evolutiva similar.

Dacosta y Klicka (2008) y Stiles (2009) en su estudio con el género *Trogon* encontraron que el centro de origen de este género se puede atribuir a Centroamérica, y que posteriormente, ocurrieron varios eventos de dispersión tanto al norte como Sudamérica. Un patrón parecido podría ocurrir en la guacamaya verde. Primero la separación de la guacamaya verde y la guacamaya ambigua podría haberse originado en Centroamérica, previo a completarse el Puente de Panamá hace más de 3 millones de años. Posteriormente, la guacamaya verde podría haber hecho una dispersión hacia el norte y colonizar México, y otra dispersión al sur tras la formación de los Andes siguiendo la cadena montañosa hasta llegar a Bolivia. Esto resultaría en la aparición de dos linajes, que podrían capturar las diferencias vocales.

Millsap y cols. (2011) mencionan que la disrupción en la distribución de la aguililla gris corresponde con una franja de bosque húmedo en Centroamérica, lo que podría estar sirviendo de barrera ecológica y evitando el contacto entre las dos regiones. En el caso de la guacamaya verde, la ausencia de esta especie en Centroamérica podría explicarse por un mecanismo similar, donde la falta de cadenas montañosas grandes, largas y altas, con las que se asocia principalmente esta especie, acompañado de un predominio por bosques húmedos, podría estar evitando que esta especie se establezca en estas zonas. Otra posible explicación es, que la presencia de otros miembros del mismo género en estas zonas podría representar potencialmente competencia ecológica, como la guacamaya roja (*Ara macao*) y la guacamaya ambigua (*Ara ambiguus*). Sin embargo, estudios sobre la competencia y compatibilidad de nicho ecológico, en estas especies, sería necesario para poder confirmar esta hipótesis.

La evidencia morfológica, genética y acústica señala que las subespecies del aguililla gris que habitan cada región, Norteamérica y Sudamérica, en realidad representan especies distintas (Millsap y cols. 2011). Eberhard y cols. (2015) señalan que la diferencia genética en la guacamaya verde entre estas dos regiones es casi la mitad de la encontrada entre la guacamaya ambigua y la guacamaya verde. Además, a pesar que la guacamaya ambigua se encuentra en medio de la distribución de la guacamaya verde y cercana a esta, nuestros resultados señalaron una diferenciación vocal entre estas especies. Esto sugiere que a pesar de que estas especies podrían potencialmente aprender vocalizaciones interespecíficas debido al aprendizaje vocal, el recambio cultural entre guacamayas podría ser bajo o nulo. Por lo que dada la diferencia genética, la diferencia vocal, y la distribución geográfica actual que presenta la guacamaya verde, se puede sugerir que el proceso de diferenciación de los rasgos genéticos y acústicos ha sido favorecido por el aislamiento histórico.

Esto podría indicar la posibilidad de que las dos regiones de la guacamaya verde representen dos linajes distintos. Lo que podría reflejarse en nuevas perspectivas para su conservación, por un lado, con posibles cambios en las categorías de conservación internacionales, y por otro lado, consideraciones adicionales para los centros internacionales de conservación de fauna silvestre al momento de reproducir estas aves en cautiverio. Ya que cada linaje debería manejarse como unidades de conservación independientes, esto es, tratando de evitar cruzar linajes para respetar la diferenciación genética natural existente entre regiones. Además, nuestro estudio sugiere una alta conservación de las vocalizaciones en su estructura general con diferencias solo en escala fina, lo que podría indicar una potencial limitación en cuanto al aprendizaje vocal en esta especie. Por lo que esfuerzos de translocación de individuos de diferente región podrían verse afectados, al no poder los individuos aprender vocalizaciones locales.

Particularmente, en la comparación de la región de Sudamérica, la prueba de Mantel encontró que la similitud vocal de la guacamaya verde puede ser explicada en forma de gradiente, aun cuando ambas subespecies fueron incluidas. Una posible explicación de las diferencias encontradas de *A. m. bolivianus* respecto a *A. m. militaris* cuando se evaluaron las tres subespecies podría deberse a la limitada distribución de *A. m. bolivianus*, ya que el

número de muestra es más bajo en comparación con *A. m. militaris* que posee una distribución mayor.

Resultados similares de diferenciación vocal gradual fueron encontrados en otros psitácidos. Ribot y cols. (2012) encontraron un patrón de gradiente vocal entre las subespecies de la rosella roja (*Platycercus elegans*), donde la diferenciación vocal concordó con la diferenciación genética. Esto sugiere que las fuerzas de presión que estructuran genéticamente la población están actuando de manera similar en la estructuración de un rasgo transmitido culturalmente. En nuestro estudio la diferenciación vocal concuerda con la diferenciación genética observada por Eberhard y cols. (2015).

El gradiente encontrado en Sudamérica para *A. m. bolivianus* y *A. m. militaris* podría ser explicado por su distribución geográfica actual, ya que ambas subespecies se distribuyen de forma continua a lo largo de la cadena montañosa de los Andes. Particularmente para Bolivia donde coinciden las dos subespecies, los puntos más cercanos donde se han registrado estas subespecies de guacamaya verde se encuentran a 270 km de distancia aproximadamente, tomando como referencia el Parque Nacional Isiboro Secure para *A. m. militaris*, y la reserva Red-fronted Macaw, para *A. m. bolivianus*. Además, la cadena montañosa donde se encuentran estos dos puntos cercanos se presenta como un continuo de hábitat protegido por diversas reservas como la de Pilón Lajas, Parque Nacional Isiboro Secure, Parque Nacional Carrasco, Parque Nacional Amboro y Cabo Juan Wildlife. Por lo que no se visualiza alguna barrera, física o ecológica, evidente que pudiera estar previniendo el contacto, y evitar así, el intercambio cultural entre las poblaciones de estas subespecies. Esto podría sugerir que la distancia geográfica observada entre *A. m. militaris* y *A. m. bolivianus* podría ser un artificio de falta de registros en los puntos medios, ya sea porque son zonas de poco interés científico o de difícil acceso; o alternativamente podría ser que las poblaciones sufrieron una extirpación histórica reciente en esa zona.

Archivos históricos ya han documentado la incertidumbre sobre la validez de las subespecies de guacamaya verde, sobretodo de la subespecie boliviana. Bond y de-Schauensee (1943) registran que las medidas morfológicas y la coloración del plumaje en los especímenes recolectados para Bolivia no sugerían ser diferentes de los encontrados en México y Colombia, por lo que no reconocieron la subespecie boliviana. Zimmer (1930) describió que el

ejemplar recolectado de Perú se ajustaba, en parte, a la descripción de los ejemplares de Colombia. El autor argumentó que las diferencias en tonalidad de plumaje podrían explicarse por la variación individual, y por tanto, la descripción del organismo también podía corresponder a la de la subespecie boliviana. Por lo que, al final de su descripción, el autor expone su incertidumbre sobre la validez de la subespecie boliviana.

Una propuesta de evaluación de la presencia de tres subespecies de *A. militaris* sería acorde, ya que la descripción de las subespecies corresponde a principios del siglo pasado y nuestra evaluación vocal contradice esta propuesta de tres subespecies. Nuestros resultados indican que las subespecies en Sudamérica presentan una gradiente vocal, y podrían ser potencialmente consideradas como una sola unidad, que además difiere significativamente de la unidad mexicana. Evaluaciones genéticas a mayor detalle ayudarían a resolver este conflicto con mayor certidumbre, y determinar si la diferenciación vocal se refleja en los límites genéticos de las subespecies sudamericanas. Alternativamente, en caso de que las diferencias genéticas no coincidieran con la diferenciación vocal, esto podría señalar que el aprendizaje vocal está influyendo en la estructuración vocal en la guacamaya verde (Salinas y Wright 2012).

La estructura general al visualizar las vocalizaciones se ve muy conservada tanto entre especies como subespecies y es en la estructura fina en las características evaluadas donde se notaron las diferencias estadísticas. La teoría de la evolución cultural predice que los rasgos aprendidos podrían potencialmente divergir con tasas mayores, en comparación a los rasgos genéticos (Lachlan y Servedio 2004). Medina-García y cols. (2015) sugieren, sin embargo, que para el grupo de psitácidos (Arini), donde se encuentran la guacamaya verde y la guacamaya ambigua, los rasgos vocales pueden evolucionar a tasas lentas y similares a los que los rasgos morfológicos evolucionan. Por lo que el papel del aprendizaje vocal y la evolución cultural, podrían estar jugando un papel menor en la diferenciación vocal en este grupo.

## Conclusiones

Se encontró una diferenciación vocal entre las subespecies de esta guacamaya verde (*Ara militaris*), que coincidió con la distribución de las subespecies. Al reagrupar las subespecies en regiones, tanto la región de Sudamérica que incluía las subespecies de *A. m. militaris* y *A. m. bolivianus* como la región de México, fueron vocalmente distintas. Además, se encontró una diferenciación vocal entre la guacamaya verde y la guacamaya ambigua (*Ara ambiguus*). Esto sugiere que la disrupción en el rango de distribución de la guacamaya verde en Centroamérica, donde se encuentra la guacamaya ambigua, podría estar influyendo en la diferenciación de las regiones. También encontramos que estas regiones mostraron un patrón de diferenciación de gradiente vocal hacia el interior. Por un lado, esto podría indicar que dentro de cada región podría existir recambio de individuos entre sitios cercanos. Alternativamente esto podría indicar que el aprendizaje vocal en la guacamaya verde es más conservador por lo que las vocalizaciones son menos susceptibles a la evolución cultural como previamente se tenía pensado.

## **Perspectivas**

Nuestros resultados sugieren que son necesarios estudios genéticos y conductuales para esclarecer el origen de la guacamaya ambigua (*Ara ambiguus*) y la guacamaya verde (*Ara militaris*), los mecanismos que ayudaron a mantener estos grupos aislados durante su historia evolutiva, así como los efectos de las diferencias vocales observadas entre estos taxones como mecanismo precigótico de reconocimiento de las especies.

La evidencia de las diferencias vocales con las genéticas sugiere que una reevaluación taxonómica de las subespecies de la guacamaya verde debería considerarse. Nuestros resultados sugieren dos grandes entidades vocales, México y Sudamérica. Esto indica la necesidad de estudios genéticos y conductuales para esclarecer si cada una de estas regiones representa grupos taxonómicos independientes. Dentro de Sudamérica, nuestros resultados sugieren que *A. m. bolivianus* podría formar parte de la subespecie *A. m. militaris*, por lo que sugerimos una reevaluación para validar la subespecie boliviana.

## Referencias

- Alström, P. y R. Ranft. 2003. The use of sounds in bird systematics, and the importance of bird sound archives. Pp. 113–135 in Collar, N. J., Fisher N. J., C. y C. J. Feare, C. J. (eds.) Why museums matter: avian archives in an age of extinction. Bulletin of the British Ornithologists' Club. Cl. 123A.
- Alström, P., U. P.C. Olsson, P.C. Rasmussen, C. T. Yao, P. G. Ericson y P. Sundberg. 2007. Morphological, vocal and genetic divergence in the *Cettia acanthizoides* complex (Aves: Cettiidae). Zoological Journal of the Linnean Society, 149, 437-452.
- Araya-Salas, M. y Smith-Vidaurre, G. 2016. warbleR: an r package to streamline analysis of animal acoustic signals. Methods in Ecology and Evolution. 8, 184-191.
- Baker, M. C. 2008. Analysis of a cultural trait across an avian hybrid zone: geographic variation in plumage morphology and vocal traits in the Australian ringneck parrot (*Platycercus zonarius*). Auk 125, 651–662.
- BirdLife International. 2013a. *Ara ambiguus*. The IUCN Red List of Threatened Species 2013: e.T22685553A48044192. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2013-2.RLTS.T22685553A48044192.en>. Consultado el 11/06/2016.
- BirdLife International. 2013b. *Ara militaris*. The IUCN Red List of Threatened Species 2013: e.T22685548A48043680. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2013-2.RLTS.T22685548A48043680.en>. Consultado el 11/06/2016.
- Bond, J. y R. M. de-Schauensee. 1943. The birds of Bolivia. Part II. Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia, 95, 167-346.
- Bonnet, E. e Y. Van de Peer. 2002. ZT: a software tool for simple and partial Mantel tests. Journal of Statistical Software 7, 1-12.
- Bradbury, J. W. 2003. Vocal communication in wild parrots. In ‘Animal Social Complexity: Intellegence, Culture and Individualized Societies’. (Eds F. B. M. DeWaal y P. L. Tyack.) pp. 293–316.

- Bradbury, J. W., K. A. Cortopassi y J. R. Clemmon. 2001. Geographical variation in the contact calls of orange-fronted parakeets. *The Auk*, 118, 958-972.
- Burish, M. J., H. Y. Kueh, y SS-H. Wang. 2004. Brain architecture and social complexity in modern and ancient birds. *Brain, Behavior and Evolution* 63, 107-124..
- Buttigieg P.L. y A. Ramette. 2014. A Guide to Statistical Analysis in Microbial Ecology: a community-focused, living review of multivariate data analyses. *FEMS Microbiology Ecology*. 90, 543–550.
- Campagna, L. 2012. Especiación en paseriformes neotropicales de ambientes abiertos. Tesis Doctoral. Universidad de Buenos Aires.
- Catchpole, C. K. 1987 Bird song, sexual selection and female choice. *Trends in ecology and evolution*, 2, 94–97.
- Catchpole, C. K. y P. J. B. Slater. 1995. Bird song: biological themes and variations. Cambridge Univ. Press, Cambridge, U.K.
- Coates A. y J. Obando. 1996. The geologic evolution of the Central American isthmus. In: *Evolution and Environment in Tropical America* (eds Jackson J, Budd A, Coates A), pp. 21–56. The University of Chicago Press, Chicago.
- Cortopassi K. A. y J.W. Bradbury. 2000. The comparison of harmonically related rich sounds using spectrographic cross-correlation and principal components analysis. *Bioacoustics*, 11, 89-127
- Coyne, J. A. y T. D. Price. 2000. Little evidence for sympatric speciation in island birds. *Evolution*, 54, 2166-2171.
- Dacosta, J. M., y J. Klicka. 2008. The Great American Interchange in birds: a phylogenetic perspective with the genus *Trogon*. *Molecular Ecology*, 17, 1328-1343.
- Deecke, V. B., J. K Ford, y P. Spong. 2000. Dialect change in resident killer whales: implications for vocal learning and cultural transmission. *Animal Behaviour*, 60, 629-638.



Eberhard, J. R., E. E. Iñigo-Elias, E. Enkerlin-Hoeflich y E. P. Cun. 2015. Phylogeography of the Military Macaw (*Ara militaris*) and the Great Green Macaw (*A. Ambiguus*) based on Mtdna sequence data. *The Wilson Journal of Ornithology* 127, 661–669.

eBird. 2015. eBird: Una base de datos en línea para la abundancia y distribución de las aves [aplicación de internet]. eBird, Ithaca, New York. Disponible: <http://www.ebird.org>. última consulta 15/03/2017.

Farnsworth, A. e I. J. Lovette. 2008. Phylogenetic and ecological effects on interspecific variation in structurally simple avian vocalizations. *Biological Journal of the Linnean Society*, 94, 155-173.

Filatova, O. A., V. B. Deecke, J. K. Ford, C. O. Matkin, L. G. Barrett-Lennard, M. A. Guzeev, A. M. Burdin y E. Hoyt. 2012. Call diversity in the North Pacific killer whale populations: implications for dialect evolution and population history. *Animal Behaviour*, 83, 595-603.

Forshaw, J.M. y F. Knight. 2006. *Parrots of the world: an identification guide*. Princeton University Press, Princeton, Nueva Jersey. United States of America

Gammon, D. E., M. C. Baker y J. R. Tipton. 2005. Cultural divergence within novel song in the Black-capped Chickadee (*Poecile atricapillus*). *The Auk*, 122, 853-871.

Gill, F. B. y B. G. Murray. 1972. Discrimination behavior and hybridization of the blue-winged and golden-winged warblers. *Evolution* 26, 282–293.

Gómez-Garza, M. A. 2015. *Loros de México*. MaPorrúa. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. Procuraduría Federal de Protección al Medio Ambiente. 460 pp.

González, C. y J. F. Ornelas. 2014. Acoustic divergence with gene flow in a lekking hummingbird with complex songs. *PloSone*, 9, e109241.

González, C., J. F. Ornelas y C. Gutiérrez-Rodríguez. 2011. Selection and geographic isolation influence hummingbird speciation: genetic, acoustic and morphological divergence in the wedge-tailed sabrewing (*Campylopterus curvipennis*). *BMC evolutionary biology*, 11, 38.

- Grant, P. R. y B. R. Grant. 2006. Species before speciation is complete. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 93, May, 94-102.
- Howell, S. N. G. y S. Webb. 1995. *A guide to the birds of Mexico and Northern Central America*. Oxford University Press. Nueva York, Estados Unidos.
- Irwin, D. E. 2000. Song variation in an avian ring species. *Evolution*, 54, 998–1010.
- Isler, M. L., P. R. Isler y R. T. Brumfield. 2015. Clinal variation in vocalizations of an antbird (*Thamnophilidae*) and implications for defining species limits. *The Auk*, 122, 433-444.
- ITIS. 2015. From the Integrated Taxonomic Information System on-line database, <http://www.itis.gov>. consultado el 26/12/2015.
- Jarvis E. D. 2006. S01-5 Evolution of brain structures for vocal learning in birds: a sinopsis. *Acta zoologica Sinica*, 52 (Supplement), 85–89.
- Jones, G. 1997. Acoustic signals and speciation: the roles of natural and sexual selection in the evolution of cryptic species. *Advances in the Study of Behavior*. 26, 317-354. Faltan paginas
- Juárez M, G. Marateo, P. G. Grilli, L. Pagano, M. Rumi y M. S. Croome. 2012. Estado del conocimiento y nuevos aportes sobre la historia natural del guacamayo verde (*Ara militaris*). *Hornero*, 27, 5–16.
- Kaminker, P. 2007. Epigenética: ciencia de la adaptación biológica heredable. *Archivos argentinos de pediatría*, 105, 529-531.
- Lachlan, R. F. y M. R. Servedio. 2004. Song Learning Accelerates Allopatric Speciation. *Evolution*, 58, 2049-2063.
- Lanyon, W. E. 1969. Vocal characters and avian systematics. In *Bird vocalizations: their relation to current problems in biology and psychology* (ed. R. A. Hinde), pp. 291–310. Cambridge University Press.
- Lepage, D. 2014. Avibase, the World Bird Database. Publicado en línea <http://avibase.bsc-eoc.org/> consultado el 11/06/16.

- Lovell, S. F., y M. R. Lein. 2013. Geographical variation in songs of a suboscine passerine, the Alder Flycatcher (*Empidonax alnorum*). *The Wilson Journal of Ornithology*, 125, 15-23.
- Mallet, J. 1995. A species definition for the modern synthesis. *Trends in Ecology and Evolution*, 10, 294-299.
- Marler, P. 1957. Species distinctiveness in the communication signals of birds. *Behaviour*, 2, 13–19.
- Mayr, E. 1942. *Systematics and the origin of species*. Columbia Univ. Press, New York.
- Milligan, M. M., y J. Verner. 1971. Interpopulation discrimination in the White-crowned Sparrow. *Condor* 73, 208-213.
- Millsap, B. A., S. H. Seipke y W. S. 2011. The Gray Hawk (*Buteo nitidus*) is two species. *The Condor*, 113, 326-339.
- Nottebohm F, 1972. The origins of vocal learning. *American Naturalist*. 106, 116–140.
- Payne, R. B. 1986 Bird songs and avian systematics. In *Current ornithology* (ed. R. J. Johnston), pp. 87–126. New York: Plenum.
- Petrinovich, L. y T. L. Patterson. 1981. The responses of White-crowned sparrows to songs of different dialects and subspecies. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 57, 1–14.
- Podos, J. y Warren, P.S. 2007. The evolution of geographic variation in birdsong. *Advances in the Study of Behavior*. 37, 403–458.
- Remsen, Jr, J. V. 2010. Chapter 6 Subspecies as a meaningful taxonomic rank in avian classification. *Ornithological Monographs*. 67, 62–78.
- Reynolds, M. B. J., W. K. Hayes y J. Wiley. 2010. Geographic variation in the flight call of the Cuban Parrot (*Amazona leucocephala*) and its taxonomic relevance. *Journal of Caribbean Ornithology*, 23, 4-18.

- Ribot, R. F., K. L. Buchanan, J. A. Endler, L. Joseph, A. T. D. Bennett y M. L. Berg. 2012. Learned vocal variation is associated with abrupt cryptic genetic change in a parrot species complex. *PLoS One*, 7, e50484.
- Rivera-Ortiz, F. A., A. M. Contreras-González, C. A. Soberanes-González, A. Valiente-Banuet, and M. C. Arizmendi. 2008. Seasonal abundance and breeding chronology of the Military Macaw (*Ara militaris*) in a semi-arid region of central Mexico. *Ornitología Neotropical* 19, 255-263.
- Ryan, M. J. 1988. Constraints and patterns in the evolution of anuran acoustic communication. *The evolution of the amphibian auditory system*, 637-677.
- Salinas-Melgoza A. y T. F. Wright. 2012. Evidence for Vocal Learning and Limited Dispersal as Dual Mechanisms for Dialect Maintenance in a Parrot. *PLoS ONE* 7 (11) e48667.
- Searcy, W. A., P. Marler, P. y S. Peters. 1981 Species song discrimination in adult female song and swamp sparrows. *Animal Behavior*. 29, 997–1003.
- Seddon, N. y J. A. Tobias. 2007. Song divergence at the edge of Amazonia: an empirical test of the peripatric speciation model. *Biological Journal of the Linnean Society*, 90, 173-188.
- Slabbekoorn H. y T. B. Smith. 2002. Bird song, ecology and speciation. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. 357, 493–503.
- Slabbekoorn, H. 2004. Singing in the natural environment: The ecology of birdsong. En “Nature’s Music: The Science of Birdsong” (P. Marler and H. Slabbekoorn, Eds.). Elsevier Academic Press, San Diego, CA.
- Slater, P. J. B. 1986. The cultural transmission of bird song. *Trends in ecology and evolution*. 1, 94–97.
- Sosa-López, J. R., D. J. Mennill y A. G. Navarro-Sigüenza. 2013. Geographic variation and the evolution of song in Mesoamerican rufous-naped wrens *Campylorhynchus rufinucha*. *Journal of Avian Biology*, 44, 027-038.

- Sosa-López, J. R., J. E. Martínez-Gómez, y D. J. Mennill. 2016. Divergence in mating signals correlates with genetic distance and behavioural responses to playback. *Journal of evolutionary biology*, 29, 306–318.
- Stiles, F. G. 2009. A review of the genus *Momotus* (*Coraciiformes: Momotidae*) in northern South America and adjacent areas. *Ornitología Colombiana*, 8, 29-75.
- Sueur J., T. Aubin, C. Simonis. 2008. Seewave: a free modular tool for sound analysis and synthesis. *Bioacoustics*, 18, 213-226.
- Summers, R. W. y D. C. Jardine. 2005. Vocal similarities between Mediterranean and north European pine crossbills *Loxia* spp. *Ardeola*, 52, 269-278.
- Tavares, E. S., A. J. Baker, S. L. Pereira, y C. Y. Miyaki. 2006. Phylogenetic relationships and historical biogeography of neotropical parrots (Psittaciformes: Psittacidae: Arini) inferred from mitochondrial and nuclear DNA sequences. *Systematic Biology*, 55, 454-470.
- Toews, D. P. y D. E. Irwin. 2008. Cryptic speciation in a Holarctic passerine revealed by genetic and bioacoustic analyses. *Molecular Ecology*, 17, 2691-2705.
- Turčoková, L., V. Pavel, B. Chutný, A. Petrusek y T. Petrusková. 2011. Differential response of males of a subarctic population of Bluethroat *Luscinina svecica svecica* to playbacks of their own and foreign subspecies. *Journal of Ornithology*, 152, 975-982.
- Tyler-Bonner, J. 1980. La evolución de la cultura en los animales. Alianza Universidad. 210 pp.
- Valderrama, S. V., J. E. Parra y D. J. Mennill. 2007. Species differences in the songs of the critically endangered Niceforo's Wren and the related Rufous-And-White Wren. *The Condor*, 109, 870-877.
- Wei, C., C. Jia, L. Dong, D. Wang, C. Xia, Y. Zhang y W. Liang. 2015. Geographic variation in the calls of the Common Cuckoo (*Cuculus canorus*): isolation by distance and divergence among subspecies. *Journal of Ornithology*, 156, 533-542.

- Wilkins, M. R, N. Seddon y R. J. Safran. 2012. Evolutionary divergence in acoustic signals: causes and consequences. *Trends in Ecology and Evolution*. 28, 156-166.
- Wright T. F, C. A. Tolf, E. Enkerlin-Hoeflich, J. González-Elizondo, M. Albornoz, A. Rodríguez-Ferraro, F. Rojas-Suárez, V. Sanz, A. Trujillo, S. R. Beissinger, A. V. Berovides, A. X. Galvez, A. T. Brice, K. Joyner, J. Eberhard, J. Gilardi, S. Koenig, S. Stoleson, P. Martuscelli, J. Meyers, K. Renton, A. M. Rodríguez, A. C. Sosa-Asanza, F. J. Vilella y J. W. Wiley. 2001. Nest poaching in Neotropical parrots. *Conservation Biology* 15, 710–720.
- Wright, T. F. y M. Dorin. 2001. Pair Duets in the Yellow-Naped Amazon (*Psittaciformes: Amazona auropalliata*): Responses to Playbacks of Different Dialects. *Ethology*, 107, 111-124.
- Wright, T. F., E. E. Schirtzinger, T. Matsumoto, J. R. Eberhard, G. R. Graves, J. J. Sanchez, S. Capelli, H. Müller, J. Scharpegge, G. K. Chambers y R. C. Fleischer. 2008. A multilocus molecular phylogeny of the parrots (*Psittaciformes*): support for a Gondwanan origin during the Cretaceous. *Molecular biology and evolution*, 25, 2141-2156.
- Wright, T. F., A. M. Rodriguez y R. C. Fleischer. 2005. Vocal dialects, sex-biased dispersal, and microsatellite population structure in the parrot *Amazona auropalliata*. *Molecular Ecology*, 14, 1197-1205.
- Wright, T. F., y G. S. Wilkinson. 2001. Population genetic structure and vocal dialects in an amazon parrot. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, 268, 609–616.
- Zimmer J. T. 1930. *Birds of the Marshall Field Peruvian Expedition, 1922-1923*. Chicago, EUA. Diciembre, 10, 1930. Pp 263.

## **Glosario de términos**

**Alopatría:** tipo de especiación (generación de linajes) favorecido por el aislamiento geográfico.

**Correlación cruzada:** medida que permite conocer la similitud de señales acústicas, en este caso, de las vocalizaciones. Índices cercanos a uno indican señales acústicas muy similares, mientras que valores cercanos a cero indican señales acústicas muy diferentes.

**Curtosis:** medida para conocer que tan escarpada o plana es una curva, en este caso, el armónico de la vocalización.

**Duración del llamado:** longitud de tiempo en que se manifiesta el sonido emitido por una vocalización, en este caso, llamado.

**Especie:** categoría taxonómica, definida como aquellas poblaciones naturales que se reproducen entre ellas y que están aisladas reproductivamente de otras poblaciones (Mayr, 1942).

**Espectrograma:** representación gráfica del espectro de frecuencias de una señal acústica a lo largo del tiempo.

**Evolución cultural:** modificación de conductas a lo largo del tiempo, las cuales son transmitidas por medio del aprendizaje, de un individuo a otro.

**Frecuencia dominante:** frecuencia que contiene la mayor cantidad de energía en comparación a las demás frecuencias del espectro.

**Frecuencia fundamental:** frecuencia más baja de una forma de onda periódica.

**Frecuencia instantánea:** frecuencia que representa la velocidad de cambio relativo de amplitud instantánea de la señal acústica.

**Frecuencia pico:** frecuencia representada por el pico o máxima energía del espectro, en ocasiones relacionada con la frecuencia fundamental.

**Llamado:** vocalización emitida por las aves. Se diferencia del canto, por estar compuesto de una sílaba y las notas son más simples, usualmente harmónicos.

**Prueba de Mantel:** prueba estadística basada en la correlación de dos matrices.

**Psittaciformes:** orden de aves tropicales, al cual pertenecen pericos, guacamayas, cacatúas, loros, cotorras y afines.

**Sesgo (skewness):** medida para conocer el grado de simetría una curva, en este caso, el harmónico de la vocalización.

**Subespecie:** categoría taxonómica inferior a especie, consiste en una población distinta o grupo de poblaciones, que ocupan un rango reproductor diferente de otras poblaciones de la misma especie, y los individuos son distinguibles de las de otras poblaciones por uno o más rasgos fenotípicos (Remsen, 2010).