

Vocalizaciones asociadas al comportamiento colonial de *Cacicus chrysonotus leucoramphus* (Icteridae) en Colombia

Associated vocalizations to colonial behaviour of *Cacicus chrysonotus leucoramphus* (Icteridae) in Colombia

David Alejandro Guaitarilla  , Juan Pablo Ortiz-Pérez  , Jhon Jairo Calderón-Leytón  , Miguel A. Gómez-Martínez  , Carlos Mauricio Trujillo-Torres  , **Ronald A. Fernández-Gómez**  

Resumen

Con el objetivo de evaluar la asociación entre las vocalizaciones y los comportamientos del cacique montano norteño (*Cacicus chrysonotus leucoramphus*), se tomaron registros acústicos y conductuales de la especie en cuatro localidades de los Andes de Nariño, en el sur de Colombia. Se registraron seis tipos de vocalizaciones asociadas a por lo menos una de las tres categorías conductuales identificadas (vigilancia, alerta y defensa territorial), y una vocalización registrada en un único evento de cortejo. Vocalizaciones con valores más altos de ancho de banda y modulación de frecuencia resultaron asociadas a defensa territorial, mientras que vocalizaciones con valores bajos de ancho de banda y poca modulación cumplieron funciones de vigilancia y alerta. Los resultados indican similitudes en el comportamiento vocal y social con respecto a estudios en otras especies como *Cacicus cela* y *C. haemorrhous*. *C. c. leucoramphus* utiliza vocalizaciones específicas en un determinado contexto conductual, pudiendo algunas de ellas ser reutilizadas en varios comportamientos. Este estudio describe por primera vez el contexto social en el que se asocian las vocalizaciones y conductas en esta especie.

Palabras clave. Avifauna. Bioacústica. Canto. Colonialidad. Comportamiento social.

Abstract

In order to assess the association between the vocalizations and the displayed behaviors of the Golden-shouldered Mountain Cacique (*Cacicus chrysonotus leucoramphus*), we sampled both acoustic and behavioral features at three sites in the Andes of Nariño, southern Colombia. We obtained seven vocalization types, six of them associated with at least one of the three identified behavioral categories (vigilance, alertness, and territorial defense), and one linked with a courtship exhibition. Vocalizations with higher values of bandwidth and frequency modulations were associated with territorial behavior, whereas those with lower values of bandwidth and few frequency modulations were associated with vigilance and alert. Results showed similarities in the acoustic structure of vocalizations and the related social context with other species as the *C. cela* and *C. haemorrhous*. *C. c. leucoramphus* uses specific types of vocalizations in a particular social context, with some vocalizations used in different behaviors. This study describes for the first time the social context in which vocalizations are associated with their behaviors.

Keywords. Birds. Bioacoustics. Coloniality. Social behavior. Song.

Introducción

La organización grupal es una característica del comportamiento social animal que ha evolucionado sobre las bases de conductas colectivas en las especies (Rubenstein & Alcock, 2018). Se ha demostrado que los animales que presentan este tipo de organización tienen mayor eficiencia en la búsqueda de alimento, cuidado de crías, dominancia de territorios más amplios y en la vigilancia (Alcock, 2001; Santos & Macedo, 2011; Beauchamp, 2015; Wittwer et al., 2017; Boucherie et al., 2019). Sin embargo, las conductas territoriales entre machos para el apareamiento, las disputas por espacios y recursos alimenticios, y la competencia entre hembras por sitios de nidificación, son algunas de las evidencias de los costos de la vida en grupo (Alcock, 2001; Schradin et al., 2010; Rubenstein & Alcock, 2018).

La colonialidad, como un sistema de organización de grupo, está influenciada exclusivamente por factores sociales (Gross & Macmillan, 1981) y ha sido documentada en insectos, peces, reptiles, mamíferos y aves (Alexander, 1974; Rolland et al., 1998). La dinámica de la convivencia bajo un sistema colonial determina la existencia de una estructura jerárquica de dominancia, con individuos ocupando posiciones de privilegio con roles reproductivos, e individuos subordinados con labores de protección y mantenimiento de la colonia (Alcock, 2001; Jungwirth et al., 2015). Este sistema produce el despliegue de conductas sociales como la defensa colectiva ante depredadores (Robinson, 1997; Beauchamp, 2015; Jungwirth et al., 2015), o la competencia intraespecífica por recursos y apareamiento (Koenig et al., 1995; Price et al., 2006; Duijns & Piersma, 2014; Miles & Fuxjager, 2018; Boucherie et al., 2019), las cuales se transmiten entre individuos dentro de un sistema de comunicación (Bradbury & Vehrencamp, 2011).

En las especies que coexisten bajo este sistema, los individuos usan señales para identificarse entre sí y coordinar tareas (Wittwer et al., 2017); estas señales pueden utilizar los medios visual, químico, táctil o acústico (Marler, 1967; Guilford & Dawkins, 1991; Carazo & Font, 2010; Bradbury & Vehrencamp, 2011). Dentro de los distintos medios de comunicación, el acústico es uno de los más empleados, identificándose diferentes tipos de señales: neonatales, que mantienen la interacción entre la cría y sus progenitores; integrativas de cohesión grupal; señales de competencia, que demarcan territorialidad y jerarquía social; y señales sexuales, que se emiten para el cortejo (Tirado et al., 2004).

En las aves, el medio acústico representa el método de comunicación más utilizado dentro del contexto social (Ladich & Winkler, 2017).

Las vocalizaciones en las aves presentan estructuras acústicas variadas y funciones específicas (Catchpole & Slater, 2008). Por ejemplo, algunas aves como la viuda senegalesa (*Vidua chalybeata*), el zanate caribeño (*Quiscalus lugubris*), o el cacique lomiamarillo (*Cacicus cela*), utilizan señales acústicas con propósitos específicos como la alerta grupal, la competencia intraespecífica por territorios y el cortejo (Payne, 1979; Feekes, 1982; Jaramillo & Burke, 1999). Las vocalizaciones emitidas para comunicar una determinada conducta presentan características particulares y, en algunas especies, pueden variar estructural y espectralmente, de acuerdo con el contexto (Vallet et al., 1998; Gil & Gahr, 2002; Catchpole & Slater, 2008). Payne (1979) demostró que *V. chalybeata* emite cantos de mayor duración en situaciones de persecución entre machos y cantos con modulación de frecuencia para el cortejo; por su parte, Price et al. (2006) encontraron que la oropéndola de Moctezuma (*Psarocolius montezuma*) modifica los valores mínimos de frecuencia en la que emite sus cantos territoriales para disuadir a su competencia y obtener beneficios reproductivos, lo cual indica que las características de las vocalizaciones pueden variar en función de las interacciones u organización social en las que se desarrollan algunas especies. Cuanto más complejo es el sistema de organización grupal, mayor variedad de señales y funciones dentro de las interacciones sociales presenta su sistema de comunicación asociado (Freeberg et al., 2012; Leighton, 2017; Wittwer et al., 2017; Miles & Fuxjager, 2018).

Diferentes especies del género *Cacicus* han evidenciado organización colonial; tal es el caso de *C. cela* (Feekes, 1982; Robinson, 1985a; Trainer, 1987; Thieltges et al., 2014), el cacique lomirrojo (*C. haemorrhous*; Thieltges et al., 2014) y el cacique de yelmo (*C. oseryi*; Leak & Robinson, 1989). En *C. cela*, se ha reportado una organización colonial con nidos densamente agregados a nivel del dosel del bosque (Feekes, 1982; Thieltges et al., 2014), encontrándose desde 10 hasta 100 nidos activos aproximadamente por cada árbol (Robinson, 1986); este mismo patrón de distribución de los nidos también se ha reportado en colonias de *C. haemorrhous* (Thieltges et al., 2014). Estas especies se caracterizan por tener cantos variados como producto de procesos evolutivos ligados a la selección sexual de los machos, mostrando repertorios amplios y versátiles (Price & Lanyon, 2004).

Las vocalizaciones en estas especies varían tanto estructuralmente como en términos espectro-temporales, que abarcan, cambios anuales, cambios entre períodos de reproducción o incluso cambios dentro de una misma temporada reproductiva (Thieltges et al., 2014).

En el presente estudio se describen aspectos del comportamiento colonial y de las vocalizaciones del cacique montano norteño (*Cacicus chrysonotus leucoramphus*), una especie de hábitos coloniales de la cual existen vacíos de información en lo referente a su comportamiento social y vocal. Para esta especie, se ha documentado que anida en colonias pequeñas, (i.e., de tres a seis nidos en un árbol); en cuanto a sus vocalizaciones se ha reportado que produce al menos tres tipos de llamados, con repeticiones de notas y varios armónicos (Fraga, 2020). En este estudio se evaluó la asociación existente entre las vocalizaciones que emiten los machos y los comportamientos que exhiben dentro de su contexto social. Para conseguir este objetivo, se realizó una descripción de su comportamiento vocal y social exhibido dentro de la colonia y se evaluó estadísticamente la asociación entre tipos de vocalizaciones y conductas observadas.

Materiales y métodos

Área de estudio. El estudio se realizó en la laguna de La Cocha (Nariño, Colombia), un lago tropical de alta montaña que hace parte del humedal de importancia internacional Ramsar Laguna de La Cocha y que está asociado a ecosistemas de bosque montano (López-Martínez y Madroño-Palacios, 2015). Las colonias de observación se ubicaron en las localidades de El Motilón (1°7'1.42"N, 77°10'29.344"O), El Romerillo (1°5'6.71"N, 77°10'29.347"O), Santa Rosa (1°7'25.663"N, 77°7'10.211"O) y Santa Teresita (1°5'2.749"N, 77°7'13.634"O), entre 2800 y 3200 m s.n.m. (Figura 1).

Especie de estudio. El cacique montano, *Cacicus chrysonotus*, es una especie de bosque montano húmedo y bosque de niebla, que se distribuye ampliamente a lo largo de la zona andina, desde Venezuela hasta Bolivia, entre 2000 y 3600 m s. n. m. La subespecie, *C. chrysonotus leucoramphus* presenta principalmente una coloración negra, con las plumas de la espalda baja y las coberteras supracaudales amarillas, y tiene un parche amarillo en las alas. Los machos adultos presentan un mayor tamaño que el de las hembras, y tienen el iris de color azul, que lo diferencia de los individuos juveniles, que tienen

el iris de color marrón oscuro. Su período reproductivo abarca desde febrero hasta julio (Fraga, 2020).

Fase de campo. Se realizaron un total de 12 salidas entre septiembre y diciembre de 2018, en las que se monitorearon 11 machos adultos en cuatro colonias de anidación. Cada colonia fue monitoreada durante su fase de actividad durante una jornada continua de 12 horas, desde las 05:00 hasta las 17:00 h, para un total de esfuerzo de muestreo de 144 horas. Durante el monitoreo se realizaron grabaciones acústicas y registros conductuales sobre individuos machos adultos.

Registro conductual y acústico. El método de muestreo fue tipo barrido (scan), evaluando el grupo completo en intervalos de diez minutos, durante los cuales se registró el comportamiento de cada individuo en ese instante, complementado con muestreo de tipo focal en el que se las observaciones se enfocaron en un solo individuo (Martin & Bateson, 2007). Las observaciones realizadas se complementaron con registro fotográfico y de video, utilizando una cámara Nikon D3400 con lente 18-55 mm VR (Vibration Reduction). De igual manera, se realizaron registros acústicos, empleando dos grabadoras portátiles ROLAND R26, con micrófonos condensadores unidireccionales RODE NTG2 a una frecuencia de muestreo de 44.1 kHz, en formato WAV de 32-bits (Budney & Grotke 2013; Price et al., 2004). Las grabaciones fueron limitadas a un intervalo de hasta 5 minutos en paralelo con la toma de datos de las conductas. En total se obtuvieron 221 vocalizaciones de 11 machos adultos. La descripción de las conductas se realizó con base en literatura referente al comportamiento animal (Stutchbury & Morton, 2001; Beauchamp, 2015; Rubenstein & Alcock, 2018) y en investigaciones del comportamiento colonial de *C. cela* (Feeckes, 1982; Robinson, 1985b; Trainer, 1987; Robinson, 1997) y de *C. haemorrhous* (Thieltges et al., 2013).

Análisis de vocalizaciones. Las grabaciones se examinaron usando el software Raven Pro v1.5 (Bioacoustics Research Program, 2011; ventana: Hann, tamaño de DFT: 1024 puntos, superposición: 90 %). Mediante inspección visual se seleccionaron las grabaciones de mejor calidad y se determinaron tipos de vocalizaciones. Se midieron aquellas vocalizaciones con al menos cuatro notas emitidas de forma continua (i.e., tiempo entre notas no debe ser mayor a 0.3 segundos), con una diferencia de tiempo entre cada vocalización al menos tres veces mayor con respecto a la diferencia de tiempo entre cada nota (Feeckes, 1982). Se midieron siete variables temporales y espectrales (Figura 2):

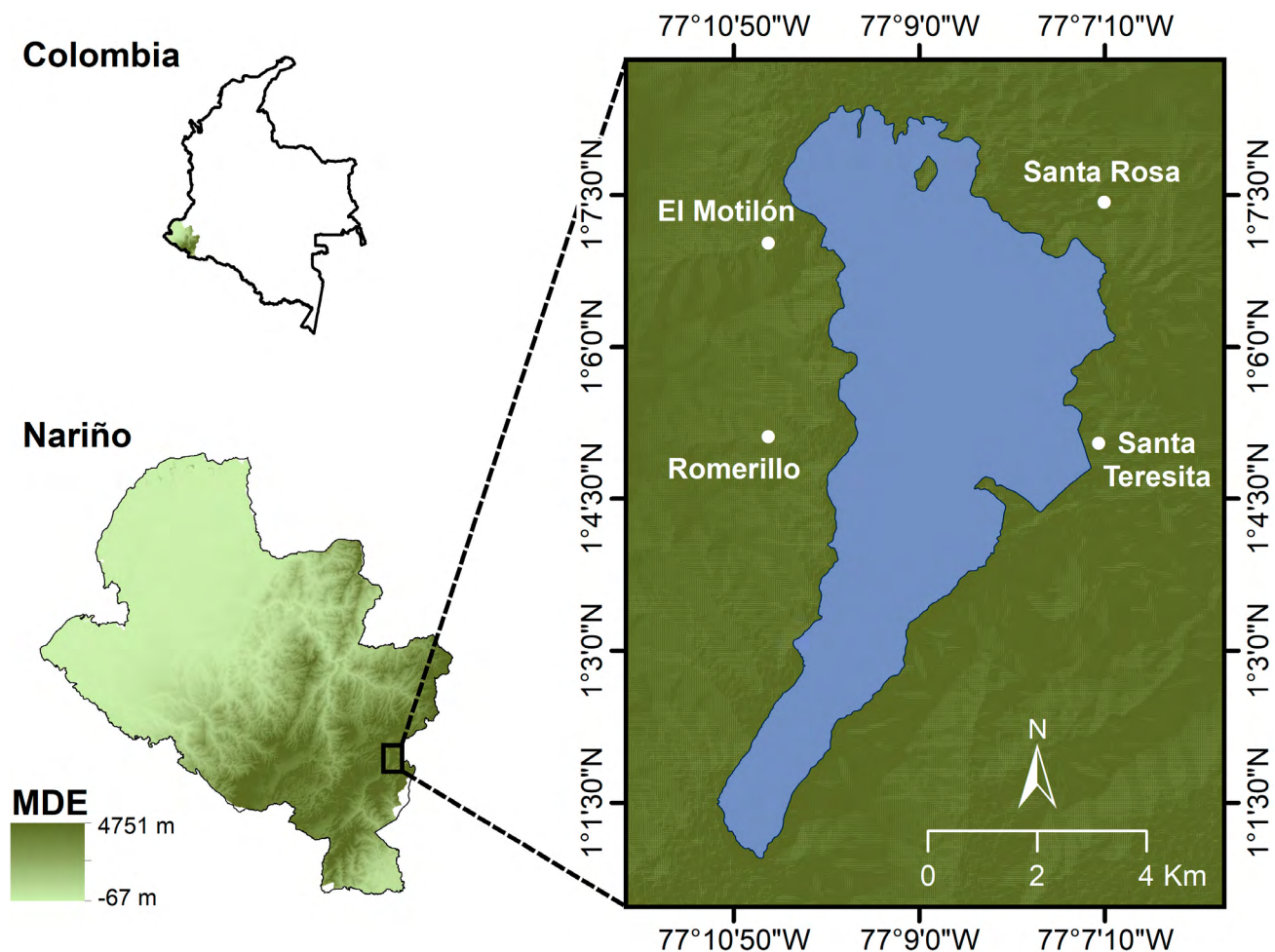


Figura 1. Ubicación geográfica de las cuatro colonias estudiadas de *Cacicus chrysonotus leucoramphus* en el área del humedal Ramsar Laguna de La Cocha, Nariño, Colombia, mostrando el modelo digital de elevación (MDE).

Figure 1. Geographic location for studied colonies of *Cacicus chrysonotus leucoramphus* in the Laguna de La Cocha Ramsar site, Nariño, Colombia, showing the digital elevation model (MDE).

(1) número de notas (número de notas que componen cada vocalización medida), (2) duración de la vocalización en segundos (el intervalo entre el inicio de la primera nota y la nota final), (3) frecuencia baja en Hz (la posición de la frecuencia más baja en el espectro), (4) frecuencia alta en Hz (la posición de la frecuencia más alta en el espectro), (5) ancho de banda de frecuencia al 90 % en Hz (la diferencia entre estas mediciones donde se encuentra el 90 % de la potencia de la señal), (6) frecuencia pico en Hz (la frecuencia con mayor potencia en relación con otras frecuencias dentro de la vocalización), y (7) frecuencia pico más baja en Hz (el mínimo valor de frecuencia en donde se encuentra la mayor

potencia de la señal); la medición de variaciones en este parámetro ha sido importante en investigaciones de disputas territoriales y atracción de hembras en la oropéndola de, *Psarocolius montezuma* (Price *et al.*, 2006; Miles & Fuxjager, 2018). Las mediciones de las variables espectrales se hicieron considerando un umbral de 20 decibelios (Figura 2A) del pico de mayor energía de la señal en un espectro de poder; mediante este método, la selección no se basa en una inspección visual del espectrograma que podría estar sesgada ante la presencia de componentes de baja frecuencia, sino que se puede obtener una medida estandarizada (Podós, 1997; Ríos-Chelén *et al.*, 2017).

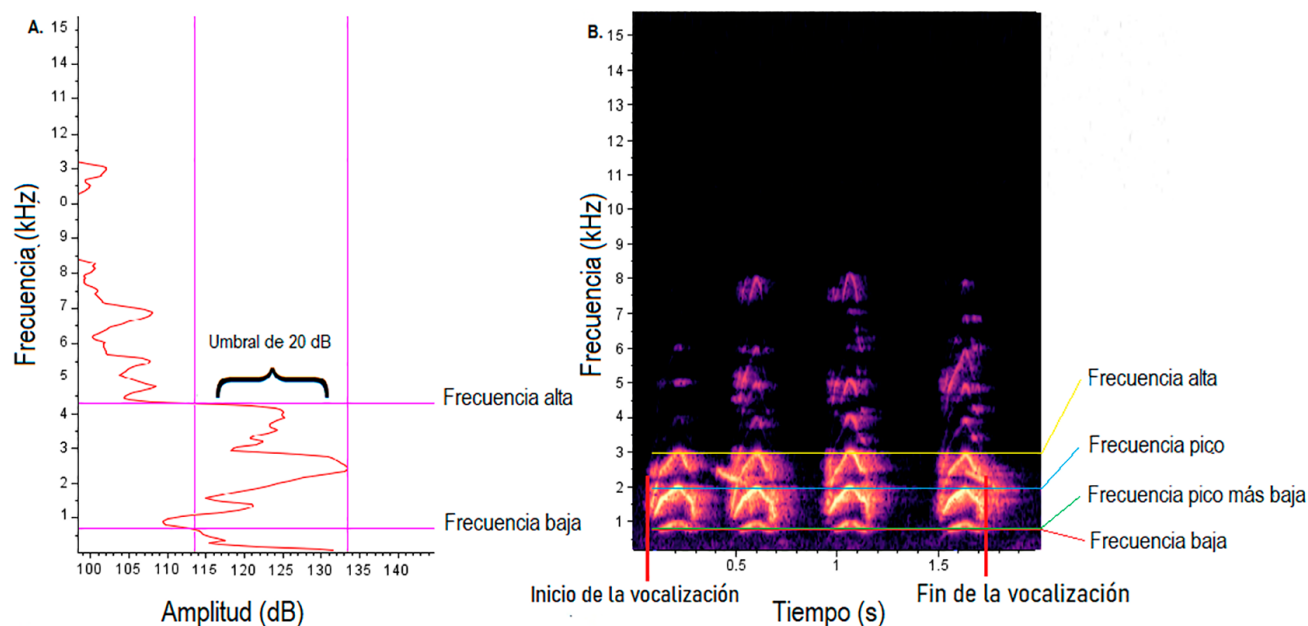


Figura 2. Representación gráfica de las medidas obtenidas de las vocalizaciones de *Cacicus chrysnotus leucoramphus* en Nariño, Colombia. A, Estandarización del umbral de medición sobre el espectro de poder; B, Espectrograma.

Figure 2. Graphic representation of the acoustic measurements for the vocalizations of *Cacicus chrysnotus leucoramphus* in Nariño, Colombia. A, Power spectrum, showing the threshold used. B, Spectrogram.

Análisis estadístico. Se realizó un análisis descriptivo con el promedio y la desviación estándar de cada variable acústica de las vocalizaciones registradas. Posteriormente, se realizó una prueba de Chi-cuadrado con tablas de contingencia para determinar la asociación que existe entre los tipos de vocalización y las categorías de comportamiento. Esta prueba fue complementada mediante la prueba *d* de Cohen para el tamaño del efecto (Cohen, 1988), la cual permitió identificar entre qué tipos de vocalizaciones y comportamientos existe la asociación encontrada. Se utilizó $\alpha = 0.5$. Las pruebas estadísticas fueron realizadas en el software Statgraphics v16 (Statgraphics Centurion, 2009).

Resultados

Generalidades de las colonias de *C. chrysnotus leucoramphus*. Las colonias se conformaron por tres a cinco nidos construidos en un único árbol. La construcción de los nidos, la alimentación y el cuidado de las crías es llevada a cabo exclusivamente por las hembras, mientras que los machos se mantienen vigilando el área de nidificación, utilizando principalmente los

“sitios de preferencia” (*i.e.*, perchas cercanas a los nidos, las cuales son disputadas constantemente por los machos de la colonia).

Descripción de conductas. Se registraron un total de cuatro conductas, que se catalogaron como vigilancia, alerta, defensa territorial y cortejo; las primeras tres se registraron en todas las colonias, mientras que el evento de cortejo se registró una única vez en la colonia de Santa Teresita (Figura 3; individuos en <https://youtu.be/B8r0nt4kE0s>).

Vigilancia. Durante la exhibición de esta conducta se pudo evidenciar que los machos permanecieron en posición vertical con las alas ligeramente hacia adelante, descubriendo el plumaje amarillo de su dorso, mientras observaban a su alrededor. Se registró esta conducta en dos situaciones: (i) sobre los nidos, en eventos de construcción o alimentación de las crías, ejecutados por las hembras. Los machos se ubican en perchas cercanas a los nidos o en los denominados “sitios de preferencia”; (ii) vigilancia de algún determinado sitio de forrajeo apartado de la colonia. Estas labores fueron efectuadas por un miembro “centinela” o entre varios individuos.

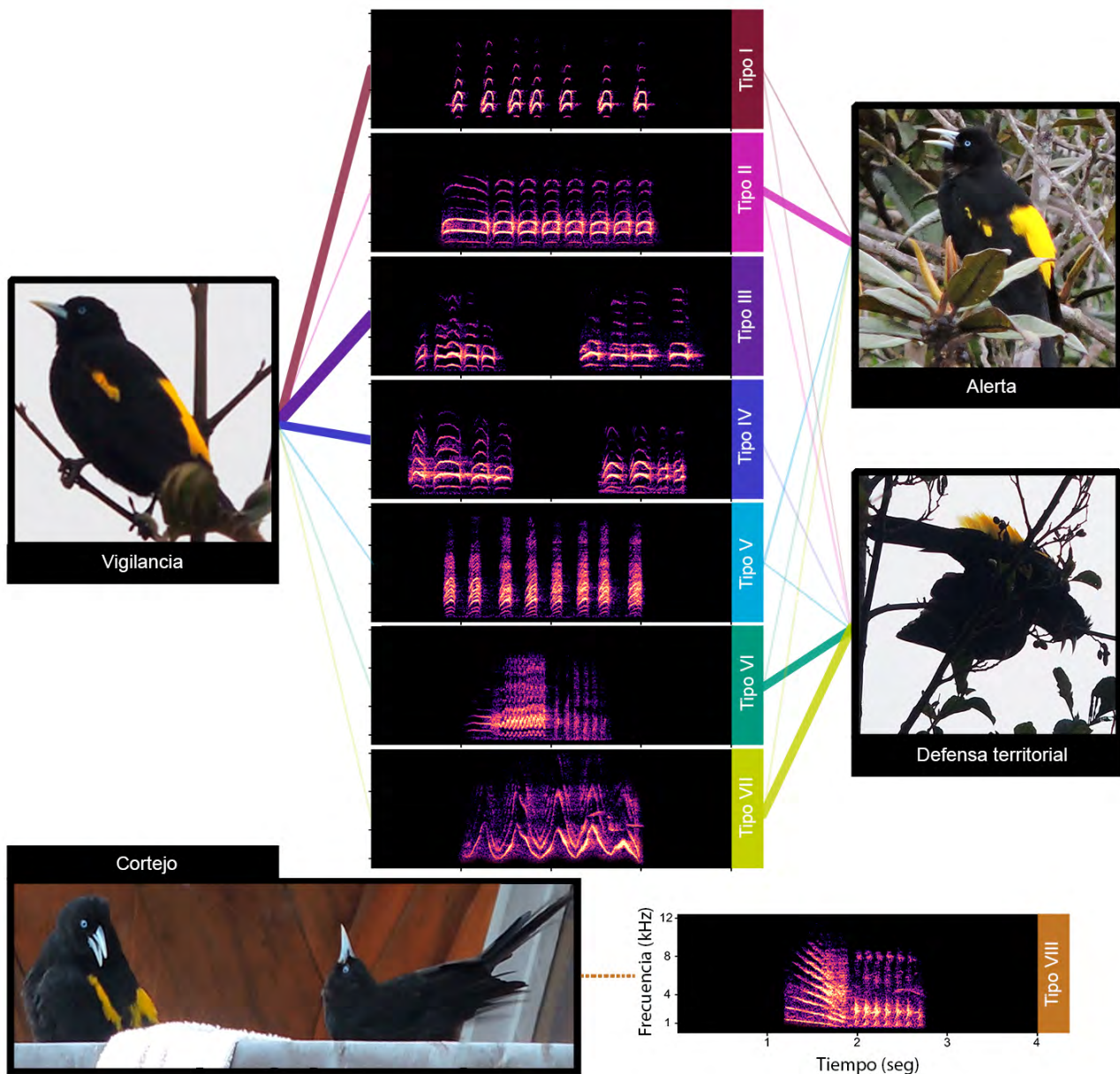


Figura 3. Diagrama representativo de la asociación entre vocalizaciones y conductas de *Cacicus chrysonotus leucoramphus*, en Nariño, Colombia. Las líneas representan la asociación, y barras más gruesas indican asociaciones mayores al 50 %. Se representan cuatro conductas: vigilancia, alerta, defensa territorial con postura de inclinación total, cortejo, con hembra exhibiendo posición solicitante. Se muestran representaciones espectrales de los siete tipos de vocalizaciones identificadas. Para las vocalizaciones Tipo III y Tipo IV se presentan sus dos variaciones. La vocalización Tipo VIII fue realizada durante el evento de cortejo observado (ejemplo en <https://xeno-canto.org/set/5930>; <https://youtu.be/B8rOnt4kE0s>).

Figure 3. Diagram illustrating the association between vocalizations and behaviour in *Cacicus chrysonotus leucoramphus*, in Nariño, Colombia. Line thickness represents the association, thick lines showing association larger than 50 %. Four behaviors are showed: vigilance, alertness, territorial defense, and courtship. Spectrograms for seven vocalizations are showed. Variation of Type III and Type IV is represented in each spectrogram. Type VIII was performed during courtship (examples in <https://xeno-canto.org/set/5930>; <https://youtu.be/B8rOnt4kE0s>).

Alerta. Esta conducta fue observada ante la presencia de potenciales intrusos (e.g., perros, seres humanos), o depredadores (e.g., garcita del ganado, *Bubulcus ibis*). Esta conducta estuvo acompañada de vocalizaciones realizadas repetidamente por el individuo “centinela” o por todos los miembros del grupo, los cuales cesaron cuando la amenaza potencial se retiró. No se advirtieron comportamientos de escape aéreo o de escondite ya que no se registraron ataques directos a los nidos (Figura 3).

Defensa territorial. En esta conducta los machos interactuaron para ocupar los lugares de preferencia en el árbol donde se ubica la colonia y para mantener su espacio individual durante la alimentación. Esta conducta se realizó mediante el despliegue horizontal, con un grado de inclinación corporal total o moderado, enervando las plumas de su dorso, cabeza y coberteras supracaudales a la par que realiza aleteos visibles para amenazar al macho rival (Figura 3). Dentro de los episodios de exhibición de esta conducta fue posible registrar un evento de enfrentamiento entre los individuos de la misma colonia en la localidad El Romerillo. Adicionalmente, no se registró ningún evento de defensa territorial ante la presencia de especies como la mirla común (*Turdus fuscater*) o la pava andina (*Penelope montagnii*), especies con las cuales comparte sitios de forrajeo.

Cortejo. Se registró un único evento, en una zona alejada de los nidos, utilizando como escenario la parte alta de una vivienda humana. Durante este evento de cortejo, el macho adoptó una posición inclinada hacia adelante, moviendo su plumaje dorsal y realizando leves aleteos, aproximándose a la hembra mediante pequeños saltos acompañados de vocalizaciones. La hembra respondió adoptando una posición solicitante (Figura 3).

Descripción de las vocalizaciones. Las vocalizaciones de *C. chrysonotus leucoramphus* son variables, con elementos tonales y atonales, formados principalmente por notas fuertes y repetitivas y con varios armónicos. Presentan un número variable de notas (desde 4 hasta más de 15) vocalizadas ininterrumpidamente, incorporando a su exhibición algunos sonidos del ambiente o de otros animales, mediante imitación. Emiten trinos estructuralmente complejos, con notas de rápida modulación de frecuencia (entre 495.4 y 7500 Hz), una duración entre los 0.5 y 5 segundos y, ocasionalmente, con la presencia de chasquidos al final de la vocalización. En total se identificaron siete tipos de vocalizaciones diferentes y una vocalización registrada en el único evento de cortejo observado (Figura 3; ejemplo en <https://xeno-canto.org/set/5930>).

Tabla 1. Valores promedio y desviación estándar de las variables acústicas para cada tipo de vocalización de *Cacicus chrysonotus leucoramphus* en Nariño, Colombia. Los parámetros temporales se presentan en segundos y los espectrales en hercios.

Table 1. Mean and standard deviation of acoustic measurement for each vocalization of *Cacicus chrysonotus leucoramphus* in Nariño, Colombia. Temporal parameters are showed as seconds and spectral parameters are showed as frequency in hertz.

Tipo de vocalización	Número de notas	Duración	Frecuencia baja	Frecuencia alta	Ancho de banda 90 %	Frecuencia pico	Frecuencia pico más baja
I	5.0±1.1	1.5±0.6	1176.9±70.9	3881.5±145.0	1610.7±126.4	2473.7±112.7	1332.6±114.5
II	6.4±2.6	1.9±0.7	1748.9±282.0	3898.8±256.7	1467.5±134.0	2529.7±177.6	1984.6±227.8
III	4.0±0.8	1.1±0.2	1177.8±128.3	3467.7±200.1	768.02±128.4	2241.8±218.4	1549.3±80.5
IV	4.2±0.4	1.1±0.1	1209.1±72.8	3882.0±113.8	737.8±82.72	2393.7±175.6	1850.5±72.0
V	7.2±3.6	2.3±1.3	1799.3±246.9	4467.6±457.0	2099.6±543.4	2542.8±366.4	1694.0±261.0
VI	15.1±6.9	1.0±0.6	954.7±91.0	6574.2±281.4	4347.6±399.3	3399.7±342.7	1242.4±144.0
VII	3.5±1.5	1.8±1.0	939.9±56.5	7624.7±189.5	1760.3±772.7	2691.5±257.6	1524.3±104.3
VIII ^a	15	1.6	494.6	8387.2	6115.4	2153.3	516.8

^a Se presentan los valores de la medición de la única vocalización tipo VIII, registrada en Santa Teresita

La vocalización Tipo I se propone como la principal, debido a que fue mayormente emitida en proporción al resto de vocalizaciones; los tipos III y IV presentaron dos formas estructurales que se diferenciaron entre sí por la forma y distancia entre notas. Los tipos VI y VII presentaron los valores más bajos con respecto a frecuencia baja y los más altos para frecuencia alta. En las

vocalizaciones tipo II y IV se registraron los valores más altos en frecuencia pico más baja (Tabla 1).

Asociación de vocalizaciones y conductas. Los resultados de la prueba de chi-cuadrado (Tabla 2) demostraron una asociación entre las vocalizaciones y los comportamientos registrados ($\chi^2_{12} = 98.5$, $n = 224$, $p < 0.05$; Figura 3).

Tabla 2. Chi-cuadrado para las frecuencias de ocurrencia de cada tipo de vocalización frente a tipo de comportamiento de *Cacicus chrysnotus leucoramphus* en Nariño, Colombia. El primer número de cada celda representa el conteo de vocalizaciones registradas en cada comportamiento, el segundo número de cada celda muestra el porcentaje de frecuencia de cada vocalización relativo al comportamiento en el que aparece.

Table 2. Contingency table for occurrence of each type of vocalization in each behavior of *Cacicus chrysnotus leucoramphus* in Nariño, Colombia. Number of vocalizations and percentage is showed.

Comportamiento	Vocalización						
	Tipo I	Tipo II	Tipo III	Tipo IV	Tipo V	Tipo VI	Tipo VII
Alerta	11	40	0	0	8	4	4
	26.20 %	51.9 %	0.00 %	0.00 %	32.00 %	11.1 %	23.5 %
Defensa territorial	10	4	0	2	8	27	10
	23.8 %	5.2 %	0.00 %	14.30 %	32.00 %	75.00 %	58.8 %
Vigilancia	21	33	13	12	9	5	3
	50.00 %	42.7 %	100.00 %	85.7 %	36.00 %	13.9 %	17.6 %

Tabla 3. Tamaño del efecto (d de Cohen) de las frecuencias de las vocalizaciones de *Cacicus chrysnotus leucoramphus* en Nariño, Colombia, respecto a sus comportamientos. Los valores fueron a aproximados a dos decimales. Para $d < 0.2$ las diferencias son irrelevantes; si $0.2 \leq d < 0.5$, las diferencias son bajas; si $0.5 \leq d < 0.8$, las diferencias son moderadas; si $d \geq 0.8$, las diferencias son altas (Cohen, 1988).

Table 3. Effect size (Cohen's d) for the occurrence of vocalization of *Cacicus chrysnotus leucoramphus* in Nariño, Colombia, in each behavior. When $d < 0.2$ the differences are irrelevant; if $0.2 \leq d < 0.5$, they are small; if $0.5 \leq d < 0.8$, they are medium, and if $d \geq 0.8$, they are large (Cohen, 1988).

Tipo de vocalización	Territorialidad y Alerta	Territorialidad y Vigilancia	Vigilancia y Alerta
I	0.05	0.63	0.58
II	2.64	2.06	0.6
III	-	-	-
IV	-	2.67	-
V	0	0.17	0.17
VI	3.59	3.47	0.12
VII	1.34	1.53	0.19

Con base en los resultados del análisis para el tamaño del efecto con la prueba *d* de Cohen (Tabla 3), se estableció que para el tipo I existen diferencias moderadas entre las frecuencias de emisión en vigilancia con respecto a territorialidad y alerta (*i.e.*, asociado a vigilancia). El tipo II obtuvo diferencias altas entre las asociaciones para los tres comportamientos; con base en los resultados de la prueba de chi-cuadrado fue asociado principalmente a alerta (52.95 %) y vigilancia (42.86 %). El tipo III obtuvo el 100 % de sus registros en vigilancia, por lo cual fue asociado únicamente a esta conducta. En el tipo IV se registró una diferencia alta entre defensa territorial y vigilancia, resultando asociado únicamente a vigilancia (85.71 % en la prueba de chi-cuadrado). El tipo V evidenció baja asociación con las conductas (*i.e.*, no superó el 50% de ocurrencias en ninguna conducta), mostrando diferencias irrelevantes según la prueba *d* de Cohen). El tipo VI obtuvo diferencias altas entre defensa territorial (75 % en la prueba de chi-cuadrado) con alerta y vigilancia; de forma similar ocurrió con el tipo VII, con su frecuencia de emisión en defensa territorial (58.82 %). De esta manera, ambas vocalizaciones (VI y VII) fueron asociados a esta conducta (Figura 3, Tabla A1).

Discusión

Comportamiento colonial de *Cacicus chrysonotus leucoramphus*. La organización colonial de *C. chrysonotus leucoramphus* registrada en este estudio se ha reportado en otras especies del género, como *C. cela* (Feekes, 1982; Robinson, 1985a, b; Trainer, 1989; Thieltges et al., 2014), *C. haemorrhous* (Thieltges et al., 2014) y *C. oseryi* (Leak & Robinson, 1989). Esta organización de tipo colonial está basada sobre un conjunto de relaciones de dominancia, donde se presentan despliegues de agresividad entre machos para ocupar los sitios de preferencia. Adicionalmente, los eventos de vigilancia fueron efectuados cooperativamente por varios machos o por un único individuo centinela en cada una de las colonias. Consistentemente con nuestro estudio, Robinson (1997) describió este comportamiento en *C. cela*, registrando conductas de vigilancia grupal con defensa de los sitios de nidificación, ante la presencia de algún depredador, utilizando vocalizaciones de alerta y ataques dirigidos. Feekes (1982), Robinson (1985b) y Trainer (1987) reportaron que las agresiones intraespecíficas entre machos de *C. cela* se producen para ocupar los sitios de preferencia y poder realizar las exhibiciones de cortejo dirigidas a las hembras, así como para defender espacios individuales de forrajeo. En este contexto, se

producen eventos de lucha cuando la exhibición de la defensa territorial mediante el despliegue horizontal no es suficiente para disuadir al posible competidor (Feekes, 1982). Por otro lado, la construcción de los nidos por parte de las hembras, con los machos al margen del cuidado parental, se ha documentado en especies de los géneros *Cacicus*, *Psarocolius*, *Sturnella* y algunas especies de *Icterus* (Fraga, 2008). Estas evidencias en el comportamiento de *C. chrysonotus leucoramphus* y la presencia de una mayor proporción de hembras que machos en cada colonia, sugiere que la especie tiene un sistema de reproducción de poliginia. Hasta el momento, este sistema de apareamiento se ha reportado dentro de la familia Icteridae en todas las especies de oropéndolas (*Psarocolius*), y en el grupo de los caciques (*Cacicus*) únicamente para *C. cela*, *C. haemorrhous* y *C. oseryi* (Price et al., 2007; Price & Whalen, 2009; Fraga, 2008). Por esta razón es necesario todavía evaluar los sistemas reproductivos y su papel en el comportamiento social en *C. chrysonotus leucoramphus*. Esta estructura colonial demuestra la organización jerárquica que se presenta en aquellas especies que viven en grupos, donde cada miembro cumple un rol en específico (Jungwirth et al., 2015; Rubenstein & Alcock, 2018).

Comportamiento vocal de *Cacicus chrysonotus leucoramphus*. En este estudio, se registraron siete tipos de señales acústicas emitidas por machos de *C. chrysonotus leucoramphus* las cuales presentaron diferencias estructurales y auditivas entre sí. Trainer (1989) reportó en *C. cela* de cinco a ocho tipos de cantos compartidos entre colonias, mientras que Wiley (1976) encontró en el zánate común (*Quiscalus quiscula*) seis tipos de cantos distintos, uno de los cuales era exclusivo de las hembras. Estructuralmente, los tipos III y IV de *C. chrysonotus leucoramphus* presentan cuatro notas; ocasionalmente los machos pueden emitirlos con cinco notas y también pueden omitir la primera o la última nota. Esta estructura es similar al canto principal, *cela song*, descrito por Feekes (1982) en *C. cela*, el cual tiene por lo general cuatro notas y puede ser vocalizado sin la última de ellas; así mismo, hay similitudes estructurales con los cantos cortos descritos por Thieltges et al., (2013) en *C. haemorrhous*. La capacidad de imitación de sonidos también fue reportada en *C. cela* (Feekes, 1982).

Asociación de las vocalizaciones de *Cacicus chrysonotus leucoramphus* en el contexto social Las vocalizaciones tipo I, III, IV, VI y VII están relacionadas específicamente con al menos una de las conductas observadas; sin embargo, la tipo I fue utilizada en variedad de contextos (percha, búsqueda grupal de

alimentación). Lo mismo sucede con respecto a la tipo V, a cual evidenció estadísticamente una asociación irrelevante con los comportamientos descritos, pero fue utilizada de forma consistente a lo largo de muestreos en escenarios de desplazamiento aéreo de los individuos, búsqueda de alimentación o percha. De manera adicional, se registró que las hembras pueden emitir este tipo de vocalización ocasionalmente. Esto sugiere la necesidad de asignar categorías más específicas a los comportamientos ya identificados, para poder evaluar a futuro la funcionalidad de estas vocalizaciones. Por su parte, la tipo II demostró tener más de una función, ya que fue asociada a vigilancia y alerta. En *C. cela* se han reportado al menos tres tipos de vocalizaciones asociadas a interacciones entre machos (Trainer, 1987). Esto puede explicarse por la reducción del costo energético de producción de las señales para transmitir el mensaje, lo cual puede conducir a una mejor comunicación entre los individuos (Partan & Marler, 2005; Bradbury & Vehrencamp, 2011; Webster et al., 2018). En este aspecto, *C. chrysonotus leucoramphus* podría optimizar su mecanismo de comunicación reutilizando la señal usada durante la vigilancia en situaciones de alerta (e.g., la presencia de un depredador). En este caso, la disminución en la producción de señales acústicas debe traerle beneficios, tanto al emisor como al receptor del mensaje (Searcy & Nowicki, 2005; Webster et al., 2018). Esto estaría indicando una relación secuencial entre estos dos tipos de comportamiento (Trainer, 1988), siendo posible predecir el despliegue de una conducta de alerta posterior al estado en vigilancia, si se detecta la presencia de un organismo intruso, y reanudar la vigilancia sin cambiar el tipo de vocalización, cuando el individuo ajeno se retira, indicando que, si bien el peligro ha pasado, deben mantenerse atentos ante una nueva amenaza.

Las vocalizaciones tipo VI y tipo VII de *Cacicus chrysonotus leucoramphus* fueron asociadas a defensa territorial. Estas señales acústicas presentan valores altos en ancho de banda y se componen de notas con modulación de frecuencia. Payne (1979) encontró cuatro vocalizaciones distintas asociadas a conductas territoriales en *Vidua chalybeata*, con características espectrales similares a lo encontrado en *C. chrysonotus leucoramphus*. Una de estas vocalizaciones presenta fuerte modulación de frecuencia y las otras tres tienen, al menos, un componente de trino con modulación de frecuencia. En *V. chalybeata* se categorizaron las conductas agresivas en vuelos de persecución entre machos y llegada a la percha de canto después de un evento de persecución; los cuatro tipos de canto resultaron asociados a una de estas dos categorías.

Lo anterior puede sentar un precedente para discriminar de forma más precisa la función de las vocalizaciones tipo VI y VII de *C. chrysonotus leucoramphus*, categorizando su defensa territorial en conductas más específicas. Por su parte, Feekes (1982) identificó dos grupos de cantos en *C. cela*, el mencionado *cela song*, que fue vocalizado principalmente por machos cerca a los sitios de construcción de nidos o después de eventos de escape durante los cuales todos los machos de la colonia vocalizan este tipo de canto. Esto significa que el *cela song* puede tener funciones de alerta y vigilancia, similar a como ocurre con las vocalizaciones tipo I, II, III y IV en *C. chrysonotus leucoramphus*. El otro grupo de cantos identificado por Feekes (1982) se denomina *harsh song*, y fue asociado a conductas agonísticas entre machos y también para el cortejo, vocalizados con la exhibición del despliegue horizontal con tres distintos grados de inclinación corporal, siendo el tercer grado de inclinación el que denota la mayor agresividad. En *C. chrysonotus leucoramphus*, las vocalizaciones tipo VI y VII, asociadas a defensa territorial, más la única vocalización registrada en el cortejo, fueron emitidas exhibiendo el despliegue horizontal, de igual forma que *C. cela*.

Las vocalizaciones de *C. chrysonotus leucoramphus* con estructuras más complejas y en un rango de frecuencias superior con relación al resto de sus vocalizaciones, fueron utilizadas para la defensa territorial. Varios estudios han reportado que las vocalizaciones territoriales tienen implicaciones en el contexto reproductivo (Price et al., 2006; Greig et al., 2013; Miles & Fuxjager, 2018); el canto en los machos ha evolucionado bajo procesos de selección sexual, privilegiando aquellos rasgos capaces de imponerse para disuadir la competencia e incrementar sus posibilidades de apareamiento (Catchpole, 1982; Price & Whalen, 2009). Por esta razón, es necesario investigar sobre el papel de las vocalizaciones de defensa territorial de *C. chrysonotus leucoramphus* en contextos reproductivos, y prestar atención a la vocalización registrada durante el cortejo, la cual posee elementos complejos y es estructuralmente similar a las señales de amenaza entre machos. Sin embargo, el despliegue de movimientos corporales y gesticulaciones complementan la exhibición vocal, aumentando el éxito dentro de las disputas entre machos y la competencia por el apareamiento (Price et al., 2006; Miles & Fuxjager, 2018). Debido a lo anterior, el despliegue horizontal es otro aspecto importante de la competencia agonística en *C. chrysonotus leucoramphus* y complementa sus vocalizaciones de defensa territorial.

Conclusión

La evidencia obtenida indica que *C. chrysnotus leucoramphus* utiliza diferentes tipos de señales acústicas dentro de los diferentes contextos de su comportamiento social. Las vocalizaciones emitidas están asociadas a alguna conducta específica, soportando la idea de que una señal puede ser utilizada en más de un contexto conductual, posiblemente para reducir el costo energético de producción y optimizar su sistema de comunicación. Los resultados obtenidos amplían el conocimiento de la comunicación animal en escenarios sociales complejos, como la organización colonial.

Agradecimientos

Agradecemos a las comunidades locales y familias propietarias de la red de reservas de la Laguna de la Cocha por las facilidades brindadas en campo y a quienes motivamos para seguir aunando esfuerzos en pro de la conservación de esta región. Al Grupo de Investigación en Ecología Evolutiva (GIEE) de la Universidad de Nariño por el apoyo con equipos y logística para la realización de esta investigación. A Michelle García Arroyo por su apoyo en la elaboración del mapa. A Byron Fernández y Ahmed Bello por la revisión de algunos textos y comentarios para mejorar el manuscrito. DAG y JPOP agradecen a Arsenio Hidalgo, Johana Arévalo, Milena Villarreal, Tatyana Ruano, María José Sevilla y Lucero Legarda por su apoyo y asesoría en el desarrollo de la investigación. Agradecemos el financiamiento recibido mediante el concurso de trabajos de grado de la Vicerrectoría de Investigaciones Postgrados y Relaciones Internacionales (VIPRI) de la Universidad de Nariño. RAFG agradece al posgrado en Neuroetología de la Universidad Veracruzana y al programa de becas del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología de México (Beca Doctoral No. 337259/CONACyT) por el soporte dado durante el desarrollo y escritura de este documento.

Referencias

- Alcock, J. (2001). *Animal Behavior: An Evolutionary Approach*. Sunderland, U. S.: Sinauer Associates.
- Alexander, R. D. (1974). The Evolution of social behavior. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 5, 325-383.
- <https://doi.org/10.1146/annurev.es.05.110174.001545>.
- Bioacoustics Research Program. (2011). Raven Pro: interactive sound analysis software. Version 1.5. [Ithaca (NY)]: The Cornell Lab of Ornithology.
- Beauchamp, G. (2015). *Animal Vigilance: Monitoring Predators and Competitors*. New York, U.S.: Academic Press.
- Boucherie, P. H., Loretto, M., Massen, J. J. M., & Bugnyar, T. (2019). What constitutes "social complexity" and "social intelligence" in birds? Lessons from ravens. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 73, (12), 2-14.
- <https://doi.org/10.1007/s00265-018-2607-2>
- Bradbury, J.W. & Vehrencamp, S. L. (2011). *Principles of Animal Communication*. Sunderland, U. S.: Sinauer Associates.
- Budney, G. & Grotke, R. (2013). *Techniques for audio recording vocalizations of tropical birds*. New York, U. S.: Library of Natural Sounds, Cornell Laboratory of Ornithology.
- Carazo, P. & Font, E. (2010). Putting information back into biological communication. *Journal of Evolutionary Biology*, 23, 661-669.
- <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2010.01944.x>
- Catchpole, C. K. (1982). The evolution of bird sounds in relation to mating and spacing behavior. En: Kroodsma D. K. & Miller, E. H., (eds.). *Acoustic Communication in Birds*. New York, U. S.: Academic Press.
- Catchpole, C. K. & Slater, P. J. B. (2008). *Bird Song: Biological Themes and Variations*. New York, U. S.: Cambridge University Press.
- Cohen, J. (1988). *Statistical Power Analysis for the Behavioral Sciences*. Hillsdale, U. S.: Lawrence Erlbaum Associates.
- Duijns, S. & Piersma, T. (2014). Interference competition in a sexually dimorphic shorebird: prey behaviour explains intraspecific competition. *Animal Behaviour*, 92, 195-201.
- <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2014.04.007>
- Feekes F. (1982). Song mimesis within colonies of *Cacicus c. cela* (Icteridae, Aves). A colonial password?. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 58, 119-152.
- <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1982.tb00312.x>.
- Fraga, R. M. (2008). Phylogeny and behavioral evolution in the family Icteridae. *Ornitología Neotropical*, 19, 61-71.
- Fraga, R. (2020). Mountain Cacique (*Cacicus chrysnotus*), version 1.0. In *Birds of the World* (S. M. Billerman, B. K. Keeney, P. G. Rodewald, and T. S. Schulenberg, Editors). Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, NY, USA.
- <https://doi.org/10.2173/bow.moucac1.01>


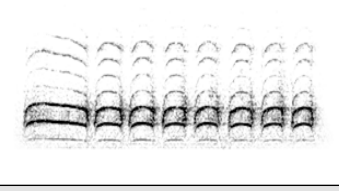
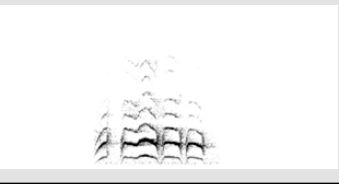
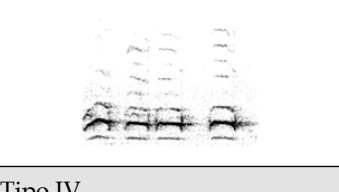
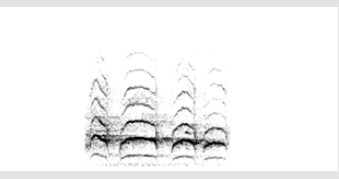
- Freeberg, T.M., Dunbar, R.I., & Ord, T.J., (2012). Social complexity as a proximate and ultimate factor in communicative complexity. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 367, 1785-1801. <https://doi.org/10.1098/rstb.2011.0213>
- Gil, D. & Gahr, M. (2002). The honesty of bird song: multiple constraints for multiple traits. *Trends in Ecology and Evolution*, 17, 133-141. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(02\)02410-2](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(02)02410-2)
- Greig, E. I., Price, J. J., & Pruett-Jones, S. (2013). Song evolution in Maluridae: influences of natural and sexual selection on acoustic structure. *Emu-Austral Ornithology*, 113(3), 270-281. <https://doi.org/10.1071/MU12078>
- Gross, M. R. & MacMillan, A. M. (1981). Predation and the evolution of colonial nesting in bluegill sunfish (*Lepomis macrochirus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 8, 163-174. <https://doi.org/10.1007/BF00299826>
- Guilford, T. & Dawkins, M. S. (1991). Receiver psychology and the evolution of animal signals. *Animal Behaviour*, 42, 1-14. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(05\)80600-1](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(05)80600-1)
- Jaramillo, A. & Burke, P. (1999). *New World Blackbirds: The Icterids*. Princeton, U. S.: Princeton University Press.
- Jungwirth, A., Josi, D., Walker, J., & Taborsky, M. (2015). Benefits of coloniality: communal defence saves anti-predator effort in cooperative breeders. *Functional Ecology*, 29(9), 1218-1224. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12430>
- Koenig, W. D., Mumme, R. L., Stanback, M. T. & Pitelka, F. A. (1995) Patterns and consequences of egg destruction among joint-nesting acorn woodpeckers. *Animal Behaviour*, 50, 607-621. [http://doi.org/10.1016/0003-3472\(95\)80123-5](http://doi.org/10.1016/0003-3472(95)80123-5)
- Ladich, F., & Winkler, H. (2017). Acoustic communication in terrestrial and aquatic vertebrates. *Journal of Experimental Biology*, 220(13), 2306-2317. <https://doi.org/10.1242/jeb.132944>
- Leak, J., & Robinson, S. K. (1989). Notes on the social behavior and mating system of the Casqued Oropendola. *The Wilson Bulletin*, 101, 134-137.
- Leighton, G. M. (2017). Cooperative breeding influences the number and type of vocalizations in avian lineages. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 284(1868), 20171508. <https://doi.org/10.1098/rspb.2017.1508>
- López-Martínez, M. L. & Madroñero-Palacios, S. M. (2015). Estado trófico de un lago tropical de alta montaña: caso laguna de La Cocha. *Ciencia e Ingeniería Neogranadina*, 25, 21-42. <http://doi.org/10.18359/rcin.1430>
- Marler, P. (1967) Animal communication signals: We are beginning to understand how the structure of animal signals relates to the function they serve. *Science*, 157, 769-774. <https://doi.org/10.1126/science.157.3790.769>
- Martin, P. & Bateson, P. (2007). *Measuring Behaviour: An introductory Guide*. Cambridge, U. K.: Cambridge University Press.
- Miles, M. C., & Fuxjager, M. J. (2018). Animal choreography of song and dance: a case study in the Montezuma Oropendola, *Psarocolius montezuma*. *Animal behaviour*, 140, 99-107. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2018.04.006>
- Partan, S. R., & Marler, P. (2005). Issues in the classification of multimodal communication signals. *The American Naturalist*, 166(2), 231-245. <https://doi.org/10.1086/431246>
- Payne, R. B. (1979). Song structure, behaviour, and sequence of song types in a population of village indigobirds, *Vidua chalybeata*. *Animal Behaviour*, 27, 997-1013. [https://doi.org/10.1016/0003-3472\(79\)90047-2](https://doi.org/10.1016/0003-3472(79)90047-2)
- Podos, J. (1997). A performance constraint on the evolution of trilled vocalizations in a songbird family (Passeriformes: Emberizidae). *Evolution*, 51, 537-551. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1997.tb02441.x>
- Price, J. J. & Lanyon, S. M. (2004). Patterns of song evolution and sexual selection in the oropendolas and caciques. *Behavioral Ecology*, 15, 485-497. <https://doi.org/10.1093/beheco/arh040>
- Price, J. J., Johnson, K. P. & Clayton, D. H. (2004). The evolution of echolocation in swiftlets. *Journal of Avian Biology*, 35, 135-143. <https://doi.org/10.1111/j.0908-8857.2004.03182.x>
- Price, J. J., Earnshaw, S. M. & Webster, M. S. (2006). Montezuma oropendolas modify a component of song constrained by body size during vocal contests. *Animal Behaviour*, 71, 799-807. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2005.05.025>
- Price, J. J., Friedman, N. R. & Omland, K. E. (2007). Song and plumage evolution in the New World orioles (*Icterus*) show similar lability and convergence in patterns. *Evolution*, 61, 850-863. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2007.00082.x>
- Price, J. J. & Whalen, L. M. (2009). Plumage evolution in the oropendolas and caciques: different divergence rates in polygynous and monogamous taxa. *Evolution*, 63, 2985-2998. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2009.00765.x>
- Ríos-Chelén, A. A., McDonald, A. N., Berger, A., Perry, A. C., Krakauer, A. H. & Patricelli, G. L. (2017). Do birds vocalize at higher pitch in noise, or is it a

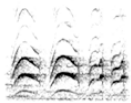
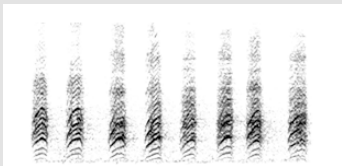
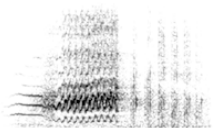
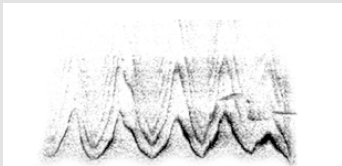
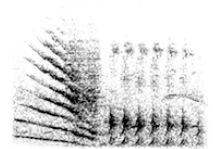
- matter of measurement?. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 71, 29.
<https://doi.org/10.1007/s00265-016-2243-7>
- Robinson, S. K. (1985a). Fighting and assessment in the Yellow-rumped Cacique (*Cacicus cela*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 8, 39-44.
<http://doi.org/10.1007/BF00299236>
- Robinson, S. K. (1985b). Coloniality in the yellow-rumped Cacique (*Cacicus cela*) as a defense against nest predators. *The Auk*, 102, 506-519.
<https://doi.org/10.1093/auk/102.3.506>
- Robinson, S. K. (1986). Benefits, costs, and determinants of dominance in a polygynous oriole. *Animal Behaviour*, 34, 241-255.
[https://doi.org/10.1016/0003-3472\(86\)90029-1](https://doi.org/10.1016/0003-3472(86)90029-1)
- Robinson, S. K. (1997). Birds of a Peruvian oxbow lake: populations, resources, predation, and social behavior. *Ornithological Monographs*, 48, 613-639.
<https://doi.org/10.2307/40157558>
- Rolland, C., Danchin, E. & de Fraipont, M. (1998). The evolution of coloniality in birds in relation to food, habitat, predation, and life-history traits: a comparative analysis. *The American naturalist*, 151, 514-29.
<https://doi.org/10.1086/286137>
- Rubenstein, D. R & Alcock, J. (2018). *Animal behavior*. Sunderland, M.A. Sinauer Associates.
- Santos, E. S. & Macedo, R. H. (2011). Load lightening in southern lapwings: group-living mothers lay smaller eggs than pair-living mothers. *Ethology*, 117(6), 547-555.
<https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.2011.01905.x>
- Schradin, C., König, B., & Pillay, N. (2010). Reproductive competition favours solitary living while ecological constraints impose group-living in African striped mice. *Journal of Animal Ecology*, 79(3), 515-521.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2009.01651.x>
- Searcy W. A. & Nowicky, S. (2005). *The Evolution of Animal Communication Reliability and Deception in Signaling Systems*. Princeton, U. S.: Princeton University Press.
- Statgraphics Centurion, X. V. I. (2009). Statpoint technologies. *INC. version*, 16, 17.
- Stutchbury, B. J. & Morton, E. S. (2001). *Behavioral Ecology of Tropical Birds*. San Diego, U. S.: Academic Press.
- Thieltges, H., Henry, L., Biquand, V., Du Bosq, S., Hervé, M., Hausberger, M. & Deleporte, P. (2013). Dialects in short songs of two species of colonial caciques (*Cacicus*). En: Thieltges, H. (2013). *Distribution spatiale, stabilité et perception des dialectes chez deux espèces d'oiseaux guyanais (Cacicus cela et Cacicus haemorrhous)* (Tesis doctoral). Université Rennes, Rennes, Francia.
- Thieltges, H., Henry, L. Biquand, V. & Deleporte, P. (2014). Short-term variations of dialects in short songs of two species of colonial caciques (*Cacicus*) *Acta Acustica United with Acustica*, 100, 759-766.
<http://doi.org/10.3813/AAA.918755>
- Tirado, E. A., Collado- Corona, M. A., & Morales- Martínez, J. J. (2004). Comunicación y comportamiento auditivo obtenidos por medio de los potenciales evocados auditivos en mamíferos, aves, anfibios y reptiles. *Cirugía y Cirujanos*, 72, 309-315. Recuperado de: <https://www.medigraphic.com/>
- Trainer, J. M. (1987). Behavioral associations of song types during aggressive interactions among male yellow-rumped Caciques. *The Condor*, 89, 731-738.
<https://doi.org/10.2307/1368519>
- Trainer, J. M. (1988). Singing organization during aggressive interactions among male Yellow-Rumped Caciques. *The Condor*, 90, 681.
<https://doi.org/10.2307/1368358>
- Trainer, J. M. (1989). Cultural evolution in song dialects of Yellow-rumped Caciques in Panama. *Ethology*, 80, 190-204.
<http://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1989.tb00739.x>
- Vallet, E., Beme, I. & Kreutzer, M. (1998). Two-note syllables in canary songs elicit high levels of sexual display. *Animal Behaviour*, 55, 291-297.
<https://doi.org/10.1006/anbe.1997.0631>
- Webster, M. S., Ligon, R. A., & Leighton, G. M. (2018). Social costs are an underappreciated force for honest signalling in animal aggregations. *Animal Behaviour*, 143, 167-176.
<https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2017.12.006>
- Wiley, R. H. (1976). Communication and spatial relationships in a colony of common grackles. *Animal Behaviour*, 24, 570-584.
[https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(76\)80070-X](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(76)80070-X)
- Wittwer, B., Hefetz, A., Simon, T., Murphy, L. E., Elgar, M. A., Pierce, N. E., & Kocher, S. D. (2017). Solitary bees reduce investment in communication compared with their social relatives. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 114(25), 6569-6574.
<https://doi.org/10.1073/pnas.1620780114>

Anexos.

Tabla A1. Descripción de características acústicas de los tipos de vocalizaciones en *Cacicus chrysionotus leucoramphus* en Nariño, Colombia, y contexto conductual asociado.

Table A1. Description of acoustic parameters for each type of vocalizations of *Cacicus chrysionotus leucoramphus* in Nariño, Colombia, and behaviour context associated.

Forma espectral	Características	Conducta asociada	Comportamiento individuo	Comportamiento colonia
Tipo I 	Vocalización principal de la especie. Frecuencia baja 1-1.9 (kHz). Frecuencia alta 3-4 (kHz). De 4 a más de 10 notas por vocalización. Duración 0.9-5 s.	Vigilancia	Se ubica en perchas en el área de nidificación o fuera de ella, en sitios de alimentación; con postura vertical	Vigilancia colectiva
Tipo II 	Compuesto de una nota introductoria larga y una segunda nota más corta que puede repetirse numerosas veces. Frecuencias bajas 1.2-2.3 (kHz). Frecuencias altas 3.5-4.6 (kHz). De 4 a más de 12 notas. Duración 0.8-5 s.	Vigilancia Alerta	Se ubica en perchas en las partes más altas de los árboles, en postura vertical. Las vocalizaciones de alerta son mucho más sonoras	Los miembros del grupo se activan mediante la emisión de la vocalización o el abandono del lugar
Tipo III forma A 	Compuesto de 4 notas. Frecuencia baja 1.1-1.2 (kHz). Frecuencia alta 3.2-3.3 kHz. Duración 0.8-1 s.	Vigilancia	Vocalización en solitario, ubicado en zonas despejadas de los árboles, preferiblemente en la copa. Secuencias muy extensas, de hasta 10 minutos	El resto de individuos realizan otras actividades, apartados del emisor o fuera del área observable.
Tipo III Forma B 	Compuesto de 4 notas. Frecuencia baja 1-1.5 (kHz). Frecuencia alta 3.4-3.9 kHz. Duración 1-1.6 s. Se diferencia de la forma (A) por la forma de la segunda nota y la distancia entre la tercera y la cuarta nota	Vigilancia	Emisión de la vocalización en solitario. Ubicado en zonas despejadas de los árboles, preferiblemente en la copa. Secuencias muy extensas, de hasta 10 minutos	El resto de individuos realizan otras actividades, apartados del emisor o fuera del área observable.
Tipo IV Forma A 	Compuesto de 4 notas, ocasionalmente de 5. Frecuencia baja 1.2-1.3 (kHz). Frecuencia alta 4-4.1 (kHz). Duración 11.3 s.	Vigilancia	Emisión en solitario, ubicado en zonas despejadas de los árboles, preferiblemente en la copa. Secuencias muy extensas, de hasta 10 minutos.	El resto de individuos realizan otras actividades, apartados del emisor o fuera del área observable.

Forma espectral	Características	Conducta asociada	Comportamiento individuo	Comportamiento colonia
Tipo IV Forma B 	Compuesto por 4 notas, ocasionalmente de 5. Frecuencia baja 1.1-1.3 (kHz). Frecuencia alta 3.6-4 (kHz). Duración 1-1.2 s. Se diferencia con la forma (A) en que las notas 3 y 4 son más cortas	Vigilancia	Emisión solitaria, ubicado en zonas despejadas de los árboles, preferiblemente en la copa. Secuencias muy extensas, de hasta 10 minutos.	El resto de individuos realizan otras actividades, apartados del emisor o fuera del área observable.
Tipo V 	Formado por una sucesión de una nota simple repetida 4-15 veces. Frecuencia baja 0.8-2.1 (kHz). Frecuencia alta 3.1-6 (kHz). Duración 0.9-6 s. Presenta armónicos difusos	Baja asociación a las conductas descritas	Emitido en eventos de alimentación, percha y movilización en la colonia. Ocasionalmente vocalizado por las hembras.	Respuesta al emisor mediante vocalizaciones o la movilización.
Tipo VI 	Formado por tres secciones: introducción, sucesión rápida de notas con modulación de las frecuencias y conjunto de chasquidos, que en ocasiones son omitidos. Frecuencia baja 0.7-1.1 (kHz). Frecuencia alta 6-7 (kHz). Número de notas por encima de las 15 y duración 0.4-2.7 s.	Defensa territorial	Vocalización dirigida. El macho emisor realiza el despliegue horizontal con dos niveles de inclinación corporal: total y moderado, defendiendo sitios de alimentación y ubicaciones de preferencia.	El macho receptor responde mediante otra vocalización del mismo tipo o el abandono del lugar. Rara vez se producen eventos de lucha.
Tipo VII 	Compuesto por una sucesión de notas de forma similar, con modulación de frecuencia, con mayor energía en la frecuencia fundamental. Frecuencia baja 0.8-1 (kHz) y frecuencia alta 7.2-7.8 (kHz). 4-6 notas, con una duración de 0.7-4 s.	Defensa territorial	Vocalización dirigida. El macho emisor realiza el despliegue horizontal. Preferiblemente el despliegue moderado. Defendiendo sitios propios de alimentación o ubicaciones de preferencia. Indicador de un nivel de agresividad más bajo.	El macho receptor responde emitiendo otras vocalizaciones.
Tipo VIII 	Formado por tres secciones: una introducción, una sucesión rápida de notas con modulación de las frecuencias y un conjunto de chasquidos.	Cortejo	Vocalización dirigida. El macho realiza despliegue horizontal con pequeños saltos.	La hembra adopta la posición solicitante.

David Alejandro Guaitarilla

Universidad de Nariño

Pasto, Colombia

davalegu@gmail.com<https://orcid.org/0000-0003-4746-5043>**Juan Pablo Ortiz-Pérez**

Universidad de Nariño

Pasto, Colombia

jp032095@gmail.com<https://orcid.org/0000-0001-6396-610X>**Jhon Jairo Calderón-Leytón**

Universidad de Nariño

Pasto, Colombia

jjcalderl@gmail.com<https://orcid.org/0000-0001-7128-8310>**Miguel A. Gómez-Martínez**

Universidad Veracruzana

Xalapa-Enríquez, México

gomez.miguelangel86@gmail.com<https://orcid.org/0000-0001-6637-2040>**Carlos Mauricio Trujillo-Torres**

Universidad de Nariño

Pasto, Colombia

cmtrujillo86@gmail.com<https://orcid.org/0000-0002-4915-1833>**Ronald A. Fernández-Gómez**

Universidad de Nariño

Pasto, Colombia

ronfernandezg@gmail.com<https://orcid.org/0000-0001-5049-6348>

Vocalizaciones asociadas al comportamiento colonial de *Cacicus chrysonotus leucoramphus* (Icteridae) en Colombia

Citación del artículo: Guaitarilla, D.A., Ortiz-Pérez, J.P., Calderón-Leytón, J.J., Gómez-Martínez, M.A., Trujillo-Torres, C.M. & Fernández-Gómez, R.A. (2021). Vocalizaciones asociadas al comportamiento colonial de *Cacicus chrysonotus leucoramphus* (Icteridae) en Colombia. *Biota Colombiana*, 22(1), 133-148.

<https://doi.org/10.21068/c2021.v22n01a09>

Recepción: 1 de mayo 2020

Aprobación: 9 de noviembre 2020