

VCH-FC  
DOC-ebe  
0611  
C-1



**DESARROLLO TEMPRANO DE LA COMUNICACIÓN  
DE CONTACTO EN LA CATITA AUSTRALIANA  
(MELOPSITTACUS UNDULATUS)**

**Tesis**

**Entregada a la  
Universidad de Chile  
En Cumplimiento Parcial de los Requisitos  
para optar al Grado de**

**Doctor en Ciencias con Mención en Ecología Y  
Biología Evolutiva**

**Facultad De Ciencias**

**Por**

**DANIEL OPAZO BUNSTER**

**SEPTIEMBRE, 2015**

**Directores de Tesis:**

**MARIO PENNA VARELA  
JORGE MPODOZIS MARIN**


FACULTAD DE CIENCIAS  
UNIVERSIDAD DE CHILE  
INFORME DE APROBACION  
TESIS DE DOCTORADO

Se informa a la Escuela de Postgrado de la Facultad de Ciencias que la Tesis de Doctorado presentada por el candidato

DANIEL OPAZO BUNSTER

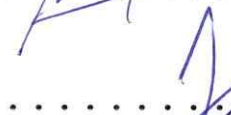
Ha sido aprobada por la comisión de Evaluación de la tesis como requisito para optar al grado de Doctor en Ciencias con mención en Ecología y Biología Evolutiva, en el examen de Defensa Privada de Tesis rendido el día 7 de Agosto de 2015.

Director de Tesis:  
Dr. Mario Penna

.....  


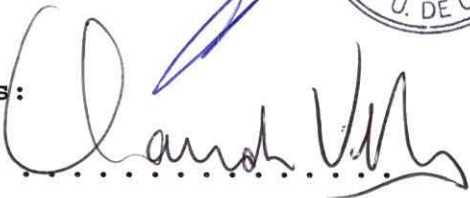


Co-Director de Tesis:  
Dr. Jorge Mpodozis

.....  


Comisión de Evaluación de la Tesis:

Dr. Claudio Veloso

.....  


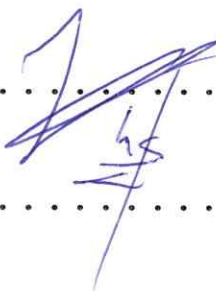
Dr. Rodrigo Vásquez

.....  


Dr. Mauricio Soto-Gamboa

.....  


Dr. Rigoberto Solís

.....  


*A través de su canto los pájaros comunican una comunicación en la que dicen que no dicen nada...*

*...Los pájaros cantan en pajarístico, pero los escuchamos en español...*

Juan Luis Martínez, *La Nueva Novela*, 1977

*Me despertaste ayer, amigo,  
y salí para conocerte:  
el universo olía a trébol,  
a estrella abierta en el rocío:  
quién eres y por que cantabas  
tan íntimamente sonoro  
tan inútilmente preciso?*

Pablo Neruda, *Arte de Pájaros*, 1966

*...Imité sus chillidos, sus gárgaras, sus murmullos imité. Todos sus ruidos. Y, entre pausa y pausa, a poquitos, palabritas sueltas, lucecitas en la oscuridad, empecé a oír...  
... <<Vaya, menos mal, te has dado cuenta de que somos habladores>>, dijo, de pronto, uno de ellos...*

*...Me acordé, entonces. Todo hombre que anda tiene su animal que lo sigue, ¿no es así? Aunque el no lo vea ni lo llegue a adivinar. Según lo que es, según lo que hace... ... ¿El mío era el loro? Sí, lo era. ¿No es el animal hablador? Lo supe y me pareció que, desde antes, había estado sabiéndolo. ¿Por qué, si no, sentí siempre preferencia por los loros? Muchas veces, en mis viajes, me quedé escuchando sus parloteos, riéndome con sus aleteos y su bullicio. Éramos, pues, parientes, quizás.*

Mario Vargas Llosa, *El Hablador*, 1987

***A Mario Gárate***  
*por ayudarme a descubrir la pasión por la Biología  
y por ser el primer hombre sabio que está en mis recuerdos*

## RESUMEN BIOGRÁFICO



Nací en Santiago en el año 1982. Tuve una infancia tranquila, durante la cual poco a poco fueron desplegándose frente a mis ojos algunos misterios de la existencia. Mi primer gran miedo, que al mismo tiempo fue mi primera gran duda, tuvo relación con la infinitud del universo.

Desde pequeño visité con frecuencia los bosques y lagos del sur de Chile, con mi familia, mis amigos, o en solitario. Sin lugar a dudas esto fue (y sigue siendo) una de las cosas más enriquecedoras en mi formación personal. En el año 1999 “descubrí” la biología como un espacio fértil y apasionante desde el cual hacerme preguntas. Luego de esto, fue natural entrar a estudiar biología en la universidad.

Durante mi largo proceso de formación como biólogo, distintos ámbitos de reflexión han pasado por mi cabeza. Al principio, aún cuando sin mucha profundidad, fue la neurociencia y la pregunta por las “bases neurales” de la conducta. Luego, gracias a varios cursos de botánica, aparecieron las plantas. Desde el presente yo diría que las plantas fueron mi primera “pasión científica”, ya que despertaron en mí un deseo enorme por su conocimiento sistemático. Como un paso natural, de las plantas pasé a la ecología. Por ese entonces conversaba con frecuencia utilizando frases como “sistemas complejos”, “propiedades emergentes” y “aproximación sistémica”, entre otras... Con estas cosas en la cabeza, paseando por un bosque chilote durante un día de enero de 2007, escuche el maravilloso coro que los zorzales cantan al atardecer. Como estaba bastante inspirado, imaginé una analogía entre los cantos de los zorzales en el bosque y las descargas de las neuronas en el sistema nervioso,... y pensé en la ecología como “fisiología” del ecosistema.... Aunque estas reflexiones eran demasiado “inspiradas” como para prosperar, tuvieron una consecuencia importantísima: me llevaron a interesarme en el canto de los pájaros como objeto de estudio científico.

## AGRADECIMIENTOS

Agradezco en primer lugar a todos los animales no humanos con los cuales me relacioné con motivo de la realización de mi tesis doctoral. En su gran mayoría fueron catitas australianas, sin cuya desinteresada participación mi investigación no hubiera sido posible. También pasaron por mis manos algunas cotorras argentinas y palomas. Agradezco especialmente a A148 y a Nestor, que de sujetos experimentales pasaron a ser unas mascotas maravillosas y fuente de inspiración de muchas reflexiones sobre el rol de la experiencia social en la epigénesis de la conducta animal.

Agradezco también a muchas de las personas con las cuales me he relacionado durante los últimos años y que han contribuido de distintas maneras en mi proceso doctoral:

Doy gracias a mi familia, a mis amigos y a mi pareja Gabriela, por haber sido el soporte emocional sin el cual ningún proceso intelectual puede ocurrir y ser soportable, especialmente cuando se trata de un proceso intelectual tan complejo como el desarrollo de una tesis doctoral.

Doy gracias a todos los miembros de los laboratorios de "Neurobiología y Biología del Conocer" y de "Neuroetología y Bioacústica", por haber sido el soporte metodológico e intelectual de este proceso, especialmente mis tutores Mario Penna y Jorge Mpodozis.

Doy gracias al programa EBE y especialmente a mi comisión evaluadora, por haber sido el soporte institucional de este proceso y por haberme hecho enfrentar el difícil -pero fértil- proceso de arreglar el manuscrito de mi tesis.

Doy gracias a CONICYT, MECESUP y Fundación Puelma por haber sido el soporte económico de este proceso.

# ÍNDICE DE MATERIAS

Índice de Materias.....	i
Listado de Tablas y Figuras.....	ii
Resumen.....	iii
Summary.....	v

## Capítulo 1

Introducción.....	1
-------------------	---

## Capítulo 2

Social Learning during Parrot Early Vocal Development.....	24
--	----

## Capítulo 3

Social Learning in Contact Calls of Juvenile Budgerigars.....	53
---	----

## Capítulo 4

Discusión General.....	76
------------------------	----

Referencias.....	94
------------------	----

## LISTA DE TABLAS

### Tabla 3.1

Details of experimental subjects.....60

### Tabla 3.2

Summary of Linear Mixed Models tested by LRT.....67

## LISTA DE FIGURAS

### Figura 2.1

General structure of playback experiments.....34

### Figura 2.2

Characteristic vocal behavior throughout normal development.....41

### Figura 2.3

Vocal responses, selectivity and latencies in playback experiments.....42

### Figura 2.4

Intra-individual variability of call repertoires.....44

### Figura 2.5

Comparison of first contact calls of cross-fostered birds.....47

### Figura 2.6

First and late juvenile contact calls of selected individuals.....48

### Figura 3.1

Acoustic features and intra-individual variability of call repertoires .....68

### Figura 3.2

Dominant call variants of birds reared in the aggregated social condition.....70

### Figura 3.3

Dominant call variants of birds reared in the familiar social condition.....71

## **RÉSUMEN**

La comunicación intra-específica es un fenómeno extendido en diversos grupos animales, representando un mecanismo conductual fundamental para los procesos de integración y coordinación de las actividades grupales entre con-específicos. El vínculo funcional entre comunicación e integración conductual ha sido explicitado en la proposición de una relación general entre complejidad social y comunicativa en los vertebrados. Mediante estudios comparados, esta relación ha sido especialmente documentada para la comunicación acústica en contextos sociales en mamíferos y aves. Aunque la interpretación ecológica y evolutiva de esta relación ha sido ampliamente discutida, sus bases ontogenéticas han sido escasamente estudiadas.

En esta tesis se estudió el desarrollo temprano de la comunicación de contacto en la cañita australiana (*Melopsittacus undulatus*), especie perteneciente a un orden de aves caracterizado por la complejidad de sus conductas sociales y comunicativas. Para esto, se investigaron las vocalizaciones y los contextos en que son emitidas durante dos períodos consecutivos de la ontogenia temprana en esta especie: (i) la etapa durante la cual los pichones están dentro del nido y (ii) la etapa juvenil, desde que los volantones dejan el nido hasta antes de su maduración sexual.

Para la primera fase, utilizando experimentos de playback y análisis acústicos de las vocalizaciones de pichones normales y socialmente manipulados, se hizo un estudio detallado de la transición entre las llamadas de solicitud de alimento de los pichones y las primeras llamadas de contacto de los volantones. Esto permitió observar la



gradualidad del proceso mediante el cual la conducta comunicativa de contacto característica de los individuos maduros, emerge desde la conducta de los pichones, así como también evaluar los aspectos de este proceso que dependen de la experiencia socio-acústica en que los individuos se desarrollan.

Para la segunda fase, estudiando las llamadas de contacto de individuos juveniles criados en condiciones socio-acústicas contrastantes, se pudo observar que las catitas australianas modifican sus llamadas de contacto durante la vida juvenil y que la condición socio-acústica de desarrollo influye sobre las características acústicas y el nivel de variabilidad individual de estas llamadas. Además, se obtuvieron evidencias cualitativas de convergencia vocal entre individuos durante el período juvenil.

Las principales conclusiones de esta tesis son que en catitas australianas el desarrollo inicial de la comunicación de contacto es un proceso gradual y altamente dependiente de la experiencia socio-acústica de los pichones. Este proceso involucra tanto la diferenciación del contexto comunicativo en que las señales son utilizadas, como la transformación de la estructura acústica de las mismas. Además, distintas formas de aprendizaje social influyen de manera integrada durante el desarrollo. Estos resultados permiten establecer comparaciones con el desarrollo de la comunicación de contacto o afiliativa en otros grupos de vertebrados y sugieren que los Psitácidos son un modelo apropiado para estudiar el desarrollo de la comunicación acústica en contextos sociales complejos. Estos hallazgos son importantes para entender las bases ontogenéticas de la relación general entre complejidad social y comunicativa en los vertebrados.

## SUMMARY

Intra-specific communication is a widespread phenomenon among animal species, representing an essential mechanism for integration and coordination of group activities between con-specifics. The functional link between communication and behavioral integration has supported the proposal of a general relationship between social and communicative complexities in vertebrates. This relationship has been extensively documented in comparative studies on acoustic communication in social contexts in mammals and birds. The ecological and evolutionary interpretation of this relationship has been widely discussed, but its ontogenetic bases have received a limited attention.

This thesis investigated early development of acoustic communication in the budgerigar (*Melopsittacus undulatus*), a bird species that belongs to a group characterized by its social and communicative complexity. For that purpose, structural and contextual attributes of vocalizations were studied during two consecutive periods of early development of this species: (i) the nestling phase, during which chicks remain inside the nest, and (ii) the juvenile phase, starting when fledglings leave the nest until before reaching their sexual maturity.

For the first phase, the transitional process in which contact calling behavior of mature parrots develops sequentially from begging behavior of nestlings was studied in detail. Playback experiments performed with normal and socially manipulated developing birds showed how the different contextual attributes that characterize contact calling behavior of mature birds consolidate successively from hatching until young

birds fledge, and indicated that social learning is critical during this process. Additionally, analyzes of vocalizations confirmed that first contact calls emitted by fledglings are acoustically derived from their own begging calls and are not clearly affected by vocal learning.

For the second phase, contact calls of juvenile budgerigars reared in two contrasting socio-acoustical environments were characterized at two and three months of life. The comparison of call repertoires showed that birds modify the duration and spectrographic motifs of their calls throughout juvenile life, and indicated that several spectral features and the level of individual variability of calls depends on the rearing environment. Additionally, the qualitative analysis of call spectrograms revealed vocal convergence among social companions in both rearing environments during the juvenile life.

The main conclusion of this thesis is that early development of acoustic communication in budgerigars is a gradual process that depends strongly on the social and acoustic experience of birds. This process involves the sequential differentiation of both contextual and structural attributes of vocal behavior, and different forms of social learning have an integrated influence during early development. These results enable comparisons with the communicative development of other vertebrates and suggest that parrots represent an appropriate model for developmental studies of acoustic communication in complex social contexts. These findings contribute to the understanding of the developmental basis of the general relationship between social and communicative complexity in vertebrates.

# Capítulo 1

## INTRODUCCIÓN

### 1.1 COMUNICACIÓN E INTEGRACIÓN CONDUCTUAL

La comunicación intra-específica representa un fenómeno considerablemente extendido en diversos grupos animales, importante en varios ámbitos de sus conductas y que involucra distintas modalidades sensoriales. Durante las últimas décadas se han propuesto diversas definiciones que han intentado rescatar algunos de los aspectos fundamentales de la comunicación, de sus mecanismos y de sus funciones. Algunas de éstas han centrado su atención en la caracterización de una señal comunicativa (Wiley 2006) o en la noción de la información transmitida de emisor a receptor durante este proceso (Marler 1961; Hauser 1996; Seyfarth y col. 2010). Otras han enfatizado los aspectos emocionales o motivacionales de los individuos involucrados, entendiendo la comunicación como un proceso vinculado a la expresión de estados internos (Morton 1977), o a la modulación de dichos estados y de la conducta de otros individuos (Owings y Morton 1998; Rendall y col. 2009). Los aportes de estas distintas aproximaciones han contribuido a entender la comunicación intra-específica como uno de los procesos más relevantes para la integración o coordinación de las actividades de un grupo de individuos de la misma especie (McGregor 2005), llegando incluso a ser interpretada como el “pegamento” que mantiene los sistemas de interacción de animales sociales (*sensu* Bradbury y Vehrencamp 1998).

Esta interpretación de la comunicación y de su vínculo funcional con la

integración social ha hecho que los fenómenos comunicativos sean analizados en relación a las características de los sistemas de interacción en que tienen lugar (sean o no sistemas propiamente sociales). En este sentido, una aproximación que está recibiendo creciente atención es la aplicación de la *hipótesis de la complejidad social* a los fenómenos comunicativos en particular (Freeberg y col. 2012). Esta hipótesis ha sido desarrollada por varios autores en un ámbito más amplio que la comunicación y utilizando distintas denominaciones (“inteligencia social”: Humphrey 1976; “inteligencia maquiavélica”: Byrne y Whiten 1988; “complejidad social”: Barton 1996; “cerebro social”: Dunbar y Shultz 2007), sin embargo sus postulados fundamentales son similares y su relevancia para la comunicación es bastante directa. En términos generales se propone que los individuos de especies sociales, además de los problemas relacionados con el ambiente físico en el que habitan, deben confrontar aquellos relacionados con el ambiente social en que se encuentran inmersos. Bajo estas circunstancias requieren habilidades cognitivas y conductuales más complejas que las de individuos de especies que poseen sistemas de interacción más simples. La aplicación de la *hipótesis de la complejidad social* al ámbito particular de la comunicación propone la existencia de una relación general entre la complejidad de los sistemas comunicativos y sociales en los animales, ya que la comunicación es fundamental para regular las interacciones sociales entre conespecíficos (Freeberg y col. 2012).

Utilizando métodos filogenéticos comparativos y definiendo criterios específicos para cuantificar la complejidad social y comunicativa, esta hipótesis ha sido evaluada en algunos grupos de vertebrados durante los últimos años (e.g. McComb y Semple 2005; Pollard y Blumstein 2012; Krams y col. 2012). Estos estudios han sido fundamentales

para avanzar en el entendimiento de la relación entre los sistemas de interacción social y la comunicación acústica, especialmente en aves y mamíferos. Como consecuencia de esto, el creciente volumen de evidencias sobre las características de los sistemas sociales y de la comunicación acústica en diversos grupos de vertebrados (véase e.g. Manser y col. 2002; Bradbury 2003; Wilkinson 2003; Kelley 2004; Schel y col. 2009; entre otros) puede ahora ser interpretado desde esta perspectiva. Dichas evidencias involucran al menos tres ámbitos de la conducta en los cuales la comunicación acústica es relevante para la integración conductual intra-específica: (i) las interacciones asociadas a la reproducción; (ii) las interacciones entre progenitores y crías durante la crianza; y (iii) las interacciones sociales entre individuos conespecíficos fuera del ámbito reproductivo.

La comunicación asociada a la reproducción es la más extendida en los vertebrados, ya que la coordinación entre las conductas de machos y hembras es un requisito para el éxito reproductivo en todas las especies de reproducción sexual, incluso en aquellas cuyos individuos pasan la mayor parte de sus vidas de manera solitaria (Bradbury y Vehrencamp 1998). El estudio de los procesos de selección sexual y su influencia sobre las señales acústicas asociadas a las interacciones reproductivas, ha permitido avanzar en la comprensión de las relaciones entre las características de los sistemas de apareamiento y las señales asociadas al cortejo y territorialidad en diversos grupos de vertebrados (anfibios: Ryan 1991; Kelley 2004; aves: Kroodsma 1977; Beecher y col. 2000; mamíferos: Stirling y Thomas 2003).

La comunicación entre progenitores y crías ha recibido especial atención en aves y mamíferos, ya que en la mayoría de las especies de estos grupos las crías dependen considerablemente de sus progenitores durante la ontogenia temprana (e.g. Rosenblatt y

Snowdon 1996). Generalmente existen mecanismos comunicativos específicos que modulan las interacciones entre padres y crías durante este período, cuya eficiencia es crítica para la asignación del cuidado parental y la supervivencia de las crías (Bradbury y Vehrencamp 1998; Horn y Leonard 2005). Estudios en distintos grupos de aves (golondrinas: Medvin y col. 1993; pingüinos: Jouventin y Aubin 2002; gaviotas: Mathevon y col. 2003) y mamíferos (murciélagos: Wilkinson 2003, Bohn y col. 2007; pinnípedos: Insley y col. 2003) que utilizan señales acústicas durante este período (típicamente catalogadas como llamadas de “solicitud de alimento”) han evidenciado que las especies que se reproducen en contextos coloniales tienen sistemas de reconocimiento más complejos que aquellas que lo hacen en contextos solitarios. Esta complejidad puede manifestarse en los emisores, como un aumento de la especificidad individual de las señales producidas, o en los receptores, como una mayor capacidad de discriminación de estos sonidos (Loesche y col. 1991; Mateo 2004). Este patrón es coherente con la *hipótesis de la complejidad social*, ya que el encuentro entre progenitores y crías en una colonia reproductiva supone mayores dificultades y capacidades que en un contexto solitario (Freeberg y col. 2012).

La comunicación en especies que mantienen interacciones sociales fuera del ámbito de la reproducción y crianza es la que ha recibido mayor atención en términos del vínculo entre complejidad social y comunicación. Por una parte, los sistemas de llamadas de alarma de algunos primates (Seyfarth y col. 1980; Zuberbühler 2000; Schel y col. 2009), roedores (Greene y Meagher 1998; Sloan y col. 2005; Blumstein 2007), mangostas (Manser y col. 2002) y aves (Evans y col. 1993), han sido considerados ejemplos claros de sistemas sociales y comunicativos altamente complejos. En el caso

particular de los roedores esciúridos, el detallado conocimiento de las características de sus sistemas sociales y la comunicación involucrada en la defensa coordinada frente a predadores ha permitido probar, mediante análisis filogenético comparado, la relación directa entre la complejidad de los sistemas sociales y el tamaño de los repertorios de llamadas de alarma (Blumstein y Armitage 1997; Pollard y Blumstein 2012). Análisis comparativos similares realizados en primates (McComb y Semple 2005) y cetáceos (May-Collado y col. 2007), también han sugerido la existencia de una relación directa entre distintos aspectos de la complejidad social y vocal general en estos grupos. Esta relación no está restringida a las llamadas de alarma, sino que también es extensiva a otros contextos. Por ejemplo, las señales acústicas involucradas en los procesos de integración social en contextos afiliativos también han sido estudiadas en algunos grupos de aves (páridos: Krams y col. 2012; psitácidos: Bradbury 2003) y mamíferos (mangostas: Le Roux y col. 2009; Townsend y col. 2012; primates: Teixidor y Byrne 1999; Rendall y col. 1999; Clay y Zuberbühler 2009; Bouchet y col. 2013; cetáceos: Sayigh y col. 2007; McCowan y Reiss 2001; Janik 2014; mustélidos: Mumm y col. 2014; Leuchtenberger y col. 2014) que presentan conductas sociales particularmente complejas. En la mayoría de estos casos es posible identificar llamadas específicas que son mayormente emitidas durante las interacciones afiliativas entre con-específicos y que son importantes para mantener la cohesión grupal (“llamadas de contacto”, véase Kondo y Watanabe 2009; Marler 2004) o para el reconocimiento individual o grupal (“llamadas de reconocimiento”, véase Tibets y Dale 2007; Steiger y Muller 2008). El grado de individualidad de estas señales, así como su plasticidad para cambiar en respuesta a las circunstancias sociales en que los individuos se encuentran, parecen



depender del grado de complejidad estructural y de estabilidad de los sistemas sociales en que éstas son utilizadas (Janik y col. 2006; Ramos-Fernandez 2005; Balsby y Bradbury 2009).

Las evidencias presentadas hasta aquí provienen principalmente del estudio comparado de los sistemas sociales y de comunicación en distintas especies y en general apoyan la idea de que los niveles de complejidad de los sistemas sociales y comunicativos están estrechamente relacionados en términos evolutivos (Freeberg y col. 2012). Sin embargo, las correlaciones filogenéticas entre atributos sociales y comunicativos detectadas por algunos de estos estudios, hacen difícil establecer una dirección causal entre la evolución de la complejidad social y comunicativa. Una interpretación posible es que la complejidad del ambiente social actúa como una presión selectiva que impulsa la evolución de habilidades comunicativas complejas (véase e.g. Freeberg y col. 2012; Pollard y Blumstein 2012). Sin embargo, la evolución de habilidades comunicativas complejas también podría ser la causa de la complejización de los sistemas sociales de las especies en que estos cambios se manifiestan (véase e.g. McComb y Semple 2005). Esta indeterminación sobre las relaciones causales implicadas en la coevolución de atributos sociales y comunicativos hace necesario buscar los posibles mecanismos que expliquen este patrón evolutivo (Pollard y Blumstein 2012). Para avanzar en la comprensión de las influencias recíprocas entre conductas sociales y comunicativas, el desarrollo ontogenético de las conductas sociales y comunicativas es un ámbito de investigación especialmente relevante, pero del cual aún existe un conocimiento bastante restringido en la mayoría de los animales en los que la relación entre complejidad social y comunicativa ha sido evaluada (Freeberg y col. 2012).

## **1.2 COMUNICACIÓN ACÚSTICA, DESARROLLO Y APRENDIZAJE SOCIAL**

La investigación sobre aspectos ontogenéticos de la comunicación acústica en los vertebrados se ha focalizado en entender los patrones generales del desarrollo de las señales acústicas, sus contextos de emisión y de las respuestas conductuales que estos sonidos evocan (Hollen y Radford 2009; Seyfarth y Cheney 2010). Diversos estudios también se han preocupado de las distintas formas de aprendizaje social involucradas en dichos procesos (Janik y Slater 2000; Boughman y Moss 2003; Tyack 2008; Janik 2014). Sin embargo, el aprendizaje social no ha sido mayormente considerado en el contexto de la hipótesis de la complejidad social aplicada a la comunicación acústica. En parte, esto se debe a que los animales y ámbitos comunicativos en los cuales el desarrollo y aprendizaje vocal ha sido históricamente estudiado (principalmente el canto reproductivo en los pájaros cantores, véase e.g. Brainard y Doupe 2002), no corresponden a aquellos en los cuales el vínculo entre complejidad social y comunicación acústica ha sido mayormente atendido (comunicación entre progenitores y crías o fuera del ámbito reproductivo, en varios grupos de mamíferos y aves, véase sección anterior).

En los mamíferos no humanos, el aprendizaje vocal fue inicialmente bastante difícil de evidenciar, generando una noción imprecisa de que el aprendizaje social en general sería poco importante durante su desarrollo comunicativo (Janik y Slater 1997). Sin embargo, el continuo desarrollo de nuevas técnicas de investigación y análisis acústico han permitido generar evidencias claras sobre distintas formas de aprendizaje social en la comunicación acústica de cetáceos (Janik 2014), murciélagos (Esser y Schmidt 1989; Knörnschild 2014) y primates (Marshall y col. 1999, Meno y col. 2013),

además de evidencias parciales o incidentales de su ocurrencia en pinnípedos (Reichmuth y Casey 2014), elefantes (Stoeger y Manger 2014), mangostas (Hollen y col. 2008) y roedores (Mateo y Holmes 1999). El aprendizaje vocal (transformación de la señal acústica mediada por la experiencia social) es sólo una de las posibles formas de aprendizaje social involucrado en la comunicación acústica. Además de éste pueden ocurrir otras formas de aprendizaje, implicadas tanto en la contextualidad de la emisión de las señales, como en las respuestas conductuales evocadas por las mismas (véase Janik y Slater 2000 para un tratamiento de la distinción entre aprendizaje vocal y aprendizaje contextual).

Los cetáceos son uno de los grupos de mamíferos en que las conductas sociales, la comunicación acústica y los procesos de aprendizaje vocal han recibido mayor atención, por lo que se presentan en detalle a continuación. Los delfines nariz de botella (*Tursiops truncatus*) presentan sistemas sociales altamente dinámicos y una conducta vocal muy flexible (Tyack 2003; Randic y col. 2012; Janik 2013). Los individuos de ambos sexos emiten llamadas tonales o “silbidos” en la mayoría de los contextos de interacción social, las cuales son señales afiliativas importante para la cohesión grupal (Janik y Slater 1998; McCowan y Reiss 200) y el reconocimiento individual (Smolker y col. 1993; Smolker y Pepper 1999; Janik y col. 2006). Cada individuo presenta un repertorio de silbidos en el cual destaca una llamada dominante que es utilizada con mayor frecuencia que las otras y cuyo patrón de modulación de frecuencia o “firma espectral” tiene características marcadamente individuales (Sayigh y col. 2007). El aprendizaje social es importante tanto durante el desarrollo temprano de esta “firma” individual (Fripp y col. 2005; Janik y Sayigh 2013), como en los procesos de

convergencia vocal entre conspecíficos durante la vida adulta (Janik 2000; Watwood y col. 2004; King y col. 2013). Además, el aprendizaje social también es importante para la modificación de los contextos de emisión y las respuestas conductuales que estas llamadas evocan en otros individuos (Richard y col. 1984; Sayigh y col. 1998; Bruck 2013).

De manera contrastante, las orcas (*Orcinus orca*) presentan sistemas sociales mucho más estables y estructurados que los delfines. El caso más ampliamente estudiado es el del eco-tipo “residente” del hemisferio norte, en el cual los linajes matrilineales o “familias” son una unidad social estable desde la cual los individuos nunca dispersan (Bigg y col. 1990). De manera consistente con esta estructura social, la comunicación acústica de las orcas es menos flexible y más estereotipada que la de los delfines, existiendo varios tipos de llamadas de contacto que son utilizadas de manera medianamente específica en los distintos contextos de interacción en que los individuos participan (Saulitis y col. 2005; WeiB y col. 2007; Filatova y col. 2013). En esta especie se ha demostrado la existencia de dialectos o “clanes” vocales que reflejan el patrón de agregaciones transitorias entre las familias de cada población (Yurk y col. 2002; Deecke y col. 2010). Aunque las llamadas de las orcas son mucho más estables que en el caso de los delfines, se ha demostrado claramente que el aprendizaje vocal también ocurre en esta especie de manera continua durante la vida adulta (Deecke y col. 2000; Foote y col. 2006; Filatova y col. 2010, Kremers y col. 2012; Crance y col. 2014).

Además del conocimiento sobre procesos de aprendizaje en la comunicación de contacto de delfines y orcas, existen evidencias parciales de su ocurrencia en las señales afiliativas de otros odontocetos (cachalotes: Rendell y Whitehead 2003; belugas: Vergara

y Barrett-Lennard 2008; Ridway y col. 2012) y en los cantos reproductivos emitidos por los machos de algunas especies de mysticetos (ballena jorobada: Noad y col. 2000; Garland y col. 2011; 2013; ballena azul: McDonald y col. 2009). Lamentablemente, la longevidad, el tamaño corporal y los rangos de movimiento de los cetáceos han hecho que el estudio de los mecanismos involucrados en el desarrollo ontogenético de la comunicación acústica sea un tema difícil de abordar, a pesar de su evidente interés desde el punto de vista de las relaciones causales entre complejidad social y comunicación.

En contraste con los estudios en mamíferos, la comunicación acústica en las aves ha sido objeto de investigaciones bioacústicas desde los inicios mismos de esta disciplina (e.g. Allard 1930; Thorpe 1958). Particularmente, lo llamativas y fáciles de estudiar que resultan algunas de sus señales acústicas, en conjunto con las evidencias tempranas del rol de la experiencia social y acústica sobre sus vocalizaciones (Marler y Tamura 1964; Konishi 1965), han hecho de los pájaros cantores (Passeriformes oscinos) el modelo "canónico" para los estudios sobre desarrollo y aprendizaje vocal en los vertebrados (Brainard y Doupe 2002). En este grupo de aves es posible reconocer 2 tipos de señales acústicas principales: las llamadas y los cantos. Las primeras son normalmente emitidas por individuos de ambos sexos de manera relativamente estereotipada, sin un componente aprendido claro y con funciones en el reconocimiento intraespecífico general, en las interacciones agonistas, o como señales de alarma frente a depredadores (Marler 2004). Aunque más variables, las llamadas de solicitud emitidas por los pichones en el contexto de las interacciones tróficas con sus padres también pueden ser consideradas dentro de esta categoría (Marler 2004). Los cantos, por su parte,

generalmente son emitidos solo por los machos y presentan motivos acústicos más complejos que las llamadas. Estas señales tienen un rol fundamental durante las interacciones reproductivas, tanto en el cortejo de las hembras, como en las interacciones territoriales con otros machos (Collins 2004; Williams 2004). Los cantos son aprendidos de un modelo social en etapas tempranas del desarrollo, a través de un proceso secuencial que involucra la memorización de un “templado” acústico (aprendizaje sensorial), la emisión de un “sub-canto” que converge gradualmente con el templado (aprendizaje senso-motor), y la estabilización o “cristalización” del canto maduro, que se produce en un momento del desarrollo que normalmente coincide con la maduración sexual (Brainard y Doupe 2002). Por representar un modelo claro de aprendizaje vocal y exhibir algunas similitudes con el aprendizaje vocal temprano de los humanos, el desarrollo del canto en los Passeriformes ha sido extensamente estudiado y actualmente se cuenta con un conocimiento bastante detallado de su neurobiología, fisiología y ecología (véase e.g. Doupe y Kuhl 1999; Marler y Slabbekoom 2004; Mooney 2009; Tchernichovsky y Marcus 2014).

Además del extenso conocimiento acumulado acerca del aprendizaje del canto, en los pájaros cantores también existen algunos estudios acerca de la importancia de la experiencia social para el desarrollo de las llamadas de solicitud de los pichones (Leonard y Horn 2008; Liu y col. 2009), las llamadas de alarma (Goodale y Kotagama 2006; Ratnayake y col. 2010; Iqic y Magrath 2013) y las respuestas evocadas por distintos tipos de señales acústicas (West y col. 2006; Levréro y col. 2009; Sewall y Hann 2009; Haff y Magrath 2012). Asimismo, el aprendizaje vocal en contextos sociales más complejos también ha recibido algo de atención en algunas especies de este grupo

(Brown y Farabaugh 1997; Price 1998; Hughes y col. 1998; Enggist-Dueblin y Pfister 2002; Freeberg 2006; Guillette y col. 2011). Sin embargo, como estos fenómenos no han sido estudiados de manera sistemática y sus relaciones con los procesos de aprendizaje del canto no son claras, se carece de una visión integrada del rol del aprendizaje social en la comunicación acústica en general en este grupo de aves.

Durante las últimas dos décadas también se ha demostrado la ocurrencia de aprendizaje vocal en varias especies de picaflores (orden Apodiformes) y de loros (orden Psittaciformes). En los picaflores, el tipo de señales aprendidas y las interacciones comunicativas en que éstas son utilizadas parecen ser similares a las de los pájaros cantores (Baptista y Schuchmann 1990; Gaunt y col. 1994; Yang y col. 2007; Araya-Salas y Wright 2013). En los psitácidos en contraste, el aprendizaje vocal ocurre de manera continua tanto en machos como en hembras (Farabaugh y col. 1994; Hile y Striedter 2000) y las señales aprendidas son utilizadas en diversos contextos sociales (Bradbury 2003). Esta condición provee un modelo interesante para estudiar el rol del aprendizaje en la relación entre conductas sociales y comunicación. Además, las características de los sistemas sociales y comunicativos de los loros permiten estudiar en detalle los procesos de aprendizaje social involucrados en la comunicación acústica en distintos momentos de su ontogenia, especialmente durante las etapas tempranas del desarrollo. En la siguiente sección se presenta una actualización del estado del conocimiento sobre estos aspectos en este grupo de aves.



### **1.3 COMUNICACIÓN, INTEGRACIÓN SOCIAL Y APRENDIZAJE VOCAL EN LOS PSITTACIFORMES**

Las especies del Orden Psittaciformes (loros, catas, papagayos y cacatúas) se caracterizan por sus hábitos altamente sociales y por su llamativa conducta vocal (Bradbury 2003; Pepperberg 1999; 2002). En la mayoría de las especies las parejas reproductivas son estables fuera de la época reproductiva y representan la unidad social básica en las interacciones que se establecen con otros conespecíficos (Forshaw 2010; Hobson y col. 2014). Durante la reproducción ambos progenitores participan del cuidado de las crías y es común que los juveniles mantengan interacciones afiliativas con sus padres después de salir del nido y alcanzar la independencia trófica (Garnetzke-Stollmann y Franck 1991; Wanker y col, 1996). El resto de las interacciones sociales se dan en íntima asociación con los distintos ámbitos de la conducta de los individuos, siendo las bandadas de forrajeo, los dormitorios comunales y las agregaciones reproductivas, los escenarios en que estas interacciones se dan con mayor frecuencia (Gilardi y Munn 1998). Tanto la estructura de relaciones dentro y entre estas agregaciones, como el grado de masividad y de estabilidad en su composición, muestran formas contrastantes en distintas especies del Orden (Bradbury 2003). Mientras algunas especies presentan sistemas sociales altamente fluidos, caracterizados por frecuentes procesos de fusión y fisión de grupos durante las actividades diarias y por una baja estabilidad territorial (e.g. Wydham 1980; Bradbury y col. 2001; Buhman-Deever y col. 2008), otras mantienen sistemas muy estables en su composición y uso del territorio (e.g. Wright 1996; Burger y Gochfeld 2005; Masello y col. 2006; Hobson y col. 2014).

En concordancia con la riqueza de sus conductas sociales, los Psittaciformes



presentan sistemas comunicativos bastante elaborados, generalmente a través del uso de diversas señales acústicas (Bradbury 2003). Sus repertorios vocales son extremadamente variados, tanto en la estructura acústica de los elementos vocales, como en la diversidad de contextos conductuales en que estos son emitidos (e.g. Martella y Bucher 1990; Farabaugh y Dooling 1996; Fernandez-Juricic y col. 1998). Dentro de su variado repertorio vocal, las llamadas de contacto son una de las vocalizaciones más comunes en las distintas especies del Orden. Estas señales son emitidas por individuos de ambos sexos en diversos contextos y tienen una considerable intensidad, siendo fácilmente distinguibles de otros componentes de sus repertorios vocales (Bradbury 2003). Por estas características, las llamadas de contacto son las señales acústicas que han sido estudiadas más extensamente en este grupo (e.g. Farabaugh y col. 1994; Wright 1996, Wanker y col. 1998; Van Horik y col. 2007). Normalmente son emitidas por aves en vuelo o perchadas, durante la realización de actividades grupales coordinadas (e.g. vuelo de bandadas de forrajeo, reclutamiento en dormideros, movimientos en pareja, entre otras) o cuando un individuo se encuentra separado de su pareja o bandada (Van Horik y col. 2007). La detección de este tipo de vocalizaciones evoca en otras aves respuestas del mismo tipo, emitidas con latencias temporales características y de manera selectiva, dependiendo del grado de familiaridad de los individuos interactuantes (Wanker y col. 1998; Van Horik y col. 2007; Buhrman-Deever y col. 2008) o de la similitud acústica de las señales involucradas en la interacción (Balsby y Adams 2011).

Si bien en cada especie es posible reconocer una estructura característica en las llamadas de contacto una estructura característica, también es posible establecer ciertos patrones de variación dentro del tipo, a nivel intra e inter-individual. En varias especies

se ha observado que cada individuo emite una o unas pocas variantes dominantes de esta llamada, cada una de las cuales se caracteriza por un patrón de modulación de frecuencia o “firma” espectrográfica particular (Bradbury 2003). El nivel de variabilidad intra e inter-individual difiere entre especies y parece depender fuertemente de las características de sus sistemas sociales (Farabaugh y col. 1994; Wright 1996; Wanker y Fischer 2001; Bradbury y col. 2001). Considerando estos patrones de variación, estudios en distintas especies han demostrado que las llamadas de contacto son señales comunicativas relevantes para los procesos de reconocimiento individual entre miembros de las parejas reproductivas (Cortopassi y Bradbury 2006; Berg y col. 2011), en las interacciones entre progenitores y crías (Wanker y col. 2005) y durante la socialización de los juveniles (Wanker y col. 1998; Wanker 1999). Además, estas llamadas también son importantes durante los procesos de fusión/fisión de grupos de forrajeo (Vehrencamp y col. 2003; Balsby y Bradbury 2009) y para la agregación de individuos en dormitorios comunales (Wright 1996). En términos generales, las llamadas de contacto parecen servir para establecer una “conexión acústica” entre los miembros de una determinada categoría social y participan especialmente en interacciones de carácter afiliativo (Bradbury 2003).

#### Aprendizaje Vocal en las Llamadas de Contacto durante la Vida Adulta

Uno de los atributos más destacables de la conducta vocal de los loros es su capacidad de aprendizaje e imitación vocal (Pepperberg 2010). Aún cuando este fenómeno ha sido observado por criadores aficionados durante mucho tiempo, sólo ha sido objeto de estudios experimentales durante las últimas dos décadas. La mayor parte de estos

estudios se han focalizado en las llamadas de contacto de individuos adultos y han utilizado catitas australianas (*Melopsittacus undulatus*) en cautiverio como modelo principal. En esta especie se ha demostrado que tanto grupos de machos, como grupos de hembras, producen llamadas de contacto convergentes al vivir juntos en un aviario (Farabaugh y col. 1994; Hile y Striedter 2000). En bandadas estables, esto ocurre por la imitación que los nuevos integrantes hacen de las llamadas de contacto comunes del grupo (Bartlett y Slater 1999). En bandadas conformadas por machos y hembras, la convergencia vocal parece mediar la formación de parejas reproductivas, ya que los machos tienden a imitar las llamadas de las hembras con las cuales forman un vínculo reproductivo (Hile y col. 2000; Movarec y col. 2006). Sin embargo, otras funciones de la convergencia vocal en esta especie también han sido analizadas (e.g. Dahlin y col. 2014).

Por su parte, investigaciones en condiciones silvestres han mostrado que los procesos de aprendizaje y plasticidad social de las llamadas de contacto en adultos ocurren en diversos contextos de interacción y a distintas escalas temporales. En especies del género *Aratinga*, caracterizadas por sus sistemas sociales altamente fluidos (Bradbury y col. 2001), la plasticidad vocal de corto curso temporal durante los intercambios de llamadas de contacto es importante para los frecuentes procesos de fisión y fusión de grupos durante las actividades diarias (Buhrman-Deever y col. 2008; Balsby y Bradbury 2009). En este contexto tanto la tasa de emisión, como el grado de convergencia acústica de las respuestas, dependen del sexo (Balsby y Scarl 2008), la familiaridad (Balsby y Adams 2011) y la similitud vocal de los individuos que interactúan (Balsby y col. 2012). De forma contrastante, *Amazona auropalliata* presenta

un sistema social más simple y estable, con actividades diurnas principalmente en pareja y agregaciones nocturnas en dormideros masivos y estables. Las llamadas de contacto de esta especie exhiben dialectos diferentes entre dormideros geográficamente apartados (Wright 1996), y se ha sugerido que el aprendizaje vocal es importante principalmente durante la dispersión de los individuos hacia zonas con dialectos distintos (Wright y col. 2005), ocurriendo con menor frecuencia y de manera más lenta que en el caso de las especies del género *Aratinga* (Salinas-Melgoza y Wright 2012).

En su conjunto, los estudios de laboratorio y en condiciones naturales muestran que en los Psittaciformes el aprendizaje o plasticidad social de las llamadas de contacto ocurre en ambos sexos durante la vida adulta. Además, sugieren que estos procesos son importantes para la formación y coordinación de los distintos grupos de interacción social en que los individuos participan (e.g. pareja, bandadas de forrajeo, dormideros comunes) y que su función específica depende de las características del sistema social de cada especie (Wright y col. 2008; Balsby y Bradbury 2009). Esto es coherente con los planteamientos generales que vinculan la complejidad social y comunicativa en los vertebrados (Freeberg y col. 2012). En este sentido, las características sociales, comunicativas y el aprendizaje vocal de los Psittaciformes se asemejan más a la situación de algunos grupos de mamíferos (e.g. cetáceos) que a las aves que han servido de modelo canónico para el estudio del aprendizaje vocal (pájaros cantores), haciendo de los loros un grupo muy interesante para estudios comparativos del desarrollo de la comunicación acústica.

### Ontogenia Temprana de la Comunicación Acústica en los Psittaciformes

A pesar del entendimiento de las funciones comunicativas y de la importancia de la plasticidad vocal de las llamadas de contacto durante la vida adulta de los loros, el desarrollo temprano de la comunicación acústica y el rol de la experiencia social y acústica en dicho proceso ha sido escasamente estudiado en este grupo. Esto resulta sorprendente si se considera la rica dimensión social de la comunicación acústica de los loros, además de su extrema altricialidad y el hecho de que exhiben una conducta vocal y social intensa desde las primeras etapas de su desarrollo (Stamp y col. 1990; Brittan-Powell y col. 1997). Normalmente los pichones emiten llamadas de solicitud de alimento desde su eclosión, las cuales participan de las interacciones afiliativas con sus padres y hermanos dentro del nido (Bradbury 2003). En catitas australianas, análisis acústicos de las vocalizaciones de individuos sordos han revelado que la experiencia sensorial es fundamental para el desarrollo normal de las llamadas de solicitud de alimento, así como también de las llamadas de contacto de los juveniles (Heaton y Brauth 1999; Heaton y col. 1999), indicando que ambos tipos vocales dependen de mecanismos similares de aprendizaje sensomotor. Otros estudios en la misma especie han descrito una secuencia de etapas durante el desarrollo de los llamados de solicitud de alimento de los pichones, basándose exclusivamente en el análisis de su estructura acústica (Brittan-Powell y col. 1997; Hall y col. 1997). Estos trabajos han sugerido que los primeros llamados de contacto emitidos por los juveniles al dejar el nido derivan de sus propias vocalizaciones de solicitud de alimento y no dependen claramente del ambiente social de crianza. En contraste con esta situación, estudios en los loros neotropicales *Forpus passerinus* han demostrado que al menos algunos atributos

acústicos de los primeros llamados de contacto son aprendidos de los padres (Berg y col. 2012), y que las llamadas de solicitud de alimento emitidas por los pichones de esta especie no muestran una relación estructural con sus primeros llamados de contactos (Berg y col. 2013). En conjunto, estos resultados sugieren que los procesos de aprendizaje vocal durante el desarrollo temprano no siguen un mismo patrón en todas las especies del orden. Por otra parte, la importancia del aprendizaje social en el desarrollo temprano de otros atributos de la comunicación de contacto, como la selectividad y latencias características de la emisión de las llamadas de contacto, no ha sido mayormente estudiada en este grupo. Asimismo, tampoco existen antecedentes de estudios que evalúen la influencia de la experiencia social sobre el desarrollo de las llamadas de contacto durante la etapa juvenil en los Psittaciformes.

Dados estos antecedentes, resulta importante profundizar en la comprensión de las etapas tempranas del desarrollo vocal en los loros, para entender las bases ontogenéticas de sus complejas conductas sociales y vocales. Además, el hecho de que el desarrollo socio-vocal temprano de los individuos ocurra en un ambiente social y que las distintas formas de aprendizaje social involucradas en el desarrollo comunicativo no hayan sido estudiadas a fondo durante esta etapa, convoca a explorar estos fenómenos de manera detallada e integrada.

#### **1.4 INVESTIGACIÓN DESARROLLADA EN ESTA TESIS**

Muchos de los estudios presentados en las secciones anteriores revelan distintas maneras a través de las cuales la experiencia social de los individuos influye sobre el desarrollo y las características de sus sistemas de comunicación. Sin embargo, en general este conocimiento no se ha vinculado de una forma clara con las evidencias que sustentan la relación entre complejidad social y comunicativa (véase excepción en Freeberg 2006). Desde mi perspectiva es importante integrar estos dos ámbitos de estudio, ya que entender cuán sensibles son los distintos componentes de la comunicación a las circunstancias sociales en que los individuos se desarrollan contribuye a establecer las bases ontogenéticas y las relaciones de causalidad entre complejidad social y comunicativa (West-Eberhard 2005; Bateson y Laland 2013). Para avanzar en este sentido, es necesario estudiar en detalle los mecanismos involucrados en el desarrollo de la comunicación acústica en especies con sistemas sociales complejos, con especial énfasis en entender cómo y cuándo distintos aspectos de la experiencia social afectan el desarrollo de la comunicación acústica.

También se ha sugerido que los Psittaciformes son un modelo especialmente adecuado en este sentido. Específicamente, ofrecen la oportunidad de investigar en detalle los procesos de aprendizaje social involucrados en el desarrollo comunicativo en contextos sociales complejos. Esto los diferencia de otros vertebrados y en particular de los pájaros cantores, en los cuales el aprendizaje vocal ha sido profundamente estudiado, pero cuyas conductas sociales no han sido mayormente documentadas. Asimismo, la situación de los Psittaciformes contrasta con la de algunos mamíferos que presentan una complejidad tanto social como de su comunicación acústica, pero en los cuales los

procesos de aprendizaje vocal resultan difíciles de estudiar en detalle, especialmente durante las etapas tempranas del desarrollo (e.g. cetáceos). La plasticidad conductual general de los loros sugiere que la experiencia social podría tener una fuerte influencia sobre las características de sus sistemas comunicativos. Además, dado que el desarrollo vocal de los individuos ocurre dentro de un ambiente de interacciones sociales continuas con otros con-específicos, la influencia de la experiencia social y acústica sobre las etapas tempranas de este proceso puede ser muy importante y hasta ahora ha recibido limitada atención.

En concordancia con estos planteamientos, en esta tesis me propuse estudiar la ontogenia temprana de la comunicación de contacto en los Psittaciformes, con especial interés en establecer los patrones generales del desarrollo y las distintas formas de aprendizaje social involucradas en este proceso. Para esto, utilicé catitas australianas (*Melopsittacus undulatus*) como modelo de estudio y definí como foco de esta investigación los procesos involucrados en el desarrollo comunicativo en dos períodos consecutivos de la ontogenia temprana en esta especie: (i) la etapa que va desde la eclosión de los pichones hasta que los volantones dejan el nido y comienzan a alimentarse de manera autónoma; y (ii) la etapa juvenil, desde que los volantones dejan el nido hasta que maduran sexualmente. La elección de estos períodos obedeció a que ambos involucran procesos sociales y vocales característicos y están delimitados por eventos discretos del desarrollo de los individuos (eclosión, salida del nido y maduración sexual).



### Hipótesis General

En los Psittaciformes, el desarrollo temprano de la comunicación de contacto es un proceso altamente dependiente de la experiencia social y acústica de los individuos. El curso temporal de este proceso comprende una secuencia de transformaciones graduales y progresivas desde la conducta vocal de los pichones recién eclosionados hasta el final de su estado juvenil. Además, distintas formas de aprendizaje social pueden participar en estas transformaciones en distintos periodos del desarrollo.

### Predicciones

1. La transición entre las llamadas de solicitud de alimento de los pichones y las primeras llamadas de contacto de los volantones ocurrirá a través de un proceso gradual, en el cual se podrán evidenciar distintas formas de aprendizaje social.
2. Las llamadas de contacto de los individuos se transformarán durante la etapa juvenil y se encontrarán evidencias de aprendizaje social involucrado en esta transformación.

## Capítulo 2

# SOCIAL LEARNING DURING PARROT EARLY VOCAL DEVELOPMENT

### ABSTRACT

Parrots are versatile vocal imitators and display a rich repertoire of social and communicative behaviors. Studies of social learning in parrots' acoustic communication have been primarily focused in vocal learning abilities of adult birds, leaving other forms of social learning (such as contextual learning) widely unattended, especially during early developmental stages. However, parrots are extremely altricial and show intense socio-vocal interactions from the nestling phase onward, suggesting that social experience could be also important during early communicative development. In this study we focused on contextual aspects of acoustic communication of budgerigars during early stages of development, characterizing the transitional process through which contact calling behavior of mature parrots develops sequentially from nestlings' begging behavior. Playback experiments performed with normal and socially manipulated developing birds show how the different contextual attributes that characterize contact calling behavior of adult birds consolidate successively from hatching until young birds fledge, and indicate that social learning is critical during this process. Additionally, analyzes of vocalizations confirm that first contact calls emitted by fledglings are acoustically derived from their own begging calls and are not clearly affected by vocal learning, and preliminary analyzes suggest that vocal learning begins to affect contact calls at some point after fledging but before three month of life.

## 2.1 INTRODUCTION

Social learning of acoustic signals (vocal learning) has been confidently demonstrated to occur only in a few groups of nonhuman mammals (cetaceans, bats and elephants) and bird (songbirds, hummingbirds and parrots). Among these groups, developmental mechanisms of acoustic communication have been extensively studied only in songbirds, with a strong focus on song learning, a vocalization that is emitted mainly by males in the context of reproductive and territorial interactions (for a comprehensive review see Catchpole & Slater 2008; Marler & Slabbekoorn 2004). With few exceptions (e.g. Esser 1994; Knornschild et al. 2012; McCowan & Reiss 1995; Fripp et al. 2005; Brittan-Powell et al. 1997), communicative development in other “vocal learners” has remained widely unexplored. However, because in most of these other vertebrates learned vocal signals mediate affiliative interactions in diverse social contexts (Janik 2014; Wilkinson 2003; Bradbury 2003), a deeper knowledge of developmental aspects of communication in these groups is highly relevant for a comprehensive understanding of vertebrate acoustic communication in socially complex contexts (Snowdon & Hausberger 1997; Janik & Slater 2000; Hollen & Radford 2009; Freeberg et al. 2012).

After the seminal paper of Farabaugh et al. (1994), social learning in parrots’ acoustic communication has received increasing attention, because these birds are versatile vocal learners, show complex social systems, and display a repertoire of vocal communicative behaviors substantially more diverse than those of other birds (Bradbury 2003). Among parrot vocalizations, contact calls are one of the most frequently emitted by both sexes in diverse social contexts (e.g. movement coordination, preening and feeding interactions, fission-fusion processes during group activities, among others) and

in several species they play a crucial role in individual recognition (Saunders 1983; Wanker et al. 2005; Berg et al. 2011; Balsby et al. 2012). Contact calls are socially learned throughout adult life (Farabaugh et al. 1994; Hile & Striedter 2000; Manabe et al. 2008), and several social factors seem to affect learning processes and call convergence among social mates during adulthood (Bartlett & Slater 1999; Striedter et al. 2003; Hile et al. 2005; Movarec et al. 2006; Balsby et al. 2012). In most parrot species, contact calls have a tonal structure with complex patterns of frequency modulation, and typically individuals have repertoires of one to several contact call variants, each of which is characterized by a stereotyped spectrographic structure or “signature” (Bradbury 2003). In addition to these *structural* attributes of calls (i.e. related to call structure), calling behavior of parrots shows several *contextual* attributes (i.e. related to context of usage and comprehension of calls, *sensu* Janik & Slater 2000): contact calls are typically emitted as responses to calls of other individuals, with characteristic short temporal latencies and in a very selective fashion, giving differential responses depending on familiarity (Wanker et al. 1998; Van Horik et al. 2007; Buhrman-Deever et al. 2008) or degree of acoustic similarity among interacting individuals (Balsby & Adams 2011). These contextual attributes of calling behavior are fundamental for the communicative function of vocalizations, and provide a substrate for acoustically mediated individualized social interactions (Seyfarth & Cheney 2010; Mateo 2004).

Parrots are extremely altricial and show intense socio-vocal interactions from the nestling phase onward (Bradbury 2003). Begging calls of nestlings became audible few hours before hatching (personal observation) and continue to be emitted throughout

nestlings' growth. Based on the structural change of begging calls during early ontogeny, a sequence of developmental stages has been identified (Brittan-Powell et al. 1997; Hall et al. 1997). Furthermore, the acoustic similitude of late begging calls of nestlings and first contact calls of fledglings, and the roles of both call types for individualized affiliative social interactions, have led to propose a developmental "continuum" in the begging-to-contact call transition (Brittan-Powell et al. 1997; Hall et al. 1999). Some support for this idea is provided by deafening and neural lesioning experiments, which suggest that similar sensory-motor learning mechanisms underlie development of late begging calls and contact calls (Heaton & Brauth 1999; 2000). However, no experiments focused on the contextual use of calls during this transition have been conducted and a comprehensive understanding of early development of acoustic communication in parrots is still lacking. In fact, virtually nothing is known about development of contextual attributes of calling behavior (such as the timely stereotyped and selective use of contact calls) during the begging-to-contact calls transition, and less about the relative importance of different forms of social learning in such developmental process. This is surprising, considering the growing interest in the integration of contextual and structural attributes of communication (Hollen & Radford 2009; Seyfarth & Cheney 2010) and of different forms of social learning (i.e. contextual vs. vocal learning, *sensu* Janik & Slater 2000) in studies of communicative development, especially in animals with complex social and communication systems (Freeberg et al. 2012).

In this study we focus on the early development of acoustic communication in the budgerigar (*Melopsittacus undulatus*), a small Australian parrot species. Our main objective is to characterize the normal developmental sequence of contextual attributes

of communication during the begging-to-contact call transition. In addition, we aim at evaluating the influence of social experience of nestlings on this normal process, identifying the onset and mode of social learning during the early ontogeny of acoustic communication in budgerigars.

## 2.2 MATERIALS AND METHODS

### Experimental Subjects

Experimental subjects used in this study were reared in a budgerigar colony maintained in facilities in our laboratory. All the procedures employed in this study were approved by the Ethics Committee of the University of Chile and comply with general regulations for animal care and conservation in Chile. As this study was based in non invasive behavioral experiments with pet animals, a special permit from the governmental Livestock and Agriculture Service (SAG) was not required.

A total of 45 budgerigars were used as experimental subjects. Weight of all experimental individuals was controlled every 2-3 days, and experiments were run only with animals that deviated less than 15% from a reference growth curve adapted from Brittan-Powell et al. (1997). As male and female budgerigars show similar contact and begging calling behavior (Farabaugh & Dooling 1996; Stamp et al. 1989), and because sex is not externally identifiable in nestlings, this variable was not controlled.

### Developmental Stages and Social Treatments

Playback experiments and vocal recordings were performed at four different stages of early development. The election of precise ages for these stages intended to identify the main transitions in nestlings' communicative behavioral development, and was based on stages of acoustic signal development proposed in previous works (Brittan-Powell et al. 1997; Hall et al. 1997), and on our personal experience with nestlings' vocal behavior. Stage 1 (S1): post-hatching day (PHD)  $7 \pm 2$  (characterized by the emission of simple high pitched begging calls); Stage 2 (S2): PHD  $14 \pm 2$  (noisy patterned begging calls);

Stage 3 (S3): PHD  $28 \pm 2$  (transitional or mature patterned begging calls); Stage 4 (S4): PHD  $42 \pm 2$  (approximately one week after fledging, first contact calls emerge).

Assessment of normal communicative development was carried out using broods of 3-4 siblings, because this was the typical brood size in the colony. Each experimental individual was tested only in one developmental stage in order to avoid possible effects of previous tests on developmental trajectories. When a suitable breeding effort was detected in the colony, a detailed observation of the nest and of putative parent's behavior was initiated. If nest visits of both putative parents and not other interfering individuals were observed for at least three consecutive days, an experiment was begun and continued unless signs of neglect by parents or interference from strangers were observed. As parrots hatch asynchronously and in order to minimize hatching order effects, consecutive siblings were randomly assigned to stages for testing, with the restriction that siblings from the same brood were assigned to different stages. A total of eight experimental individuals were tested in each developmental stage.

Additional social deprivation and cross fostering experiments were carried out to evaluate the role of socio-acoustical experience on the development of specific behavioral attributes observed in normal birds. For social deprivation experiments, nestlings were raised in normal settings until PHD 14 (S2 in our design). At this time chicks were removed from their nest and began to be hand fed (5 times per day, Cédé® hand rearing formula) in an isolation nest until fledging. Isolation nests were kept inside a temperature controlled chamber fitted with a loudspeaker that emitted normal colony sound, in order to restrict social interactions to parents and siblings, but preserving a general normal acoustic experience. For cross fostering experiments, nestlings were



changed from their original nest to a simultaneously breeding foster nest before PHD 3, and left there until fledging. Cross fostering experiments were carried out using breeding pairs kept in separated cages inside the colony (not free-moving colony birds), in order to ensure genetic parent-offspring relationships. A total of eight socially-deprived and five cross-fostered birds were tested with playback experiments when they reached S3 (PHD 28), and their first contact calls were recorded also in S4 (PHD 42).

#### Playback Experiments Design

The objective of the playback experiments was to study vocal behavior of nestlings elicited by different conspecific contact calls. Thus, contact call stimuli of four categories were used: parental male, parental female, non-parental male and non-parental female. Parental calls were obtained two or three days before used for the first playback experiment of a brood, by recording both parents in an isolated condition inside an acoustic chamber and induced to vocalize by stimulating with general colony sounds. Procedures used were adapted from those described in Wanker et al. (2005). Non-parental calls were obtained from a randomly selected unrelated pair breeding simultaneously, following similar procedures. In the case of cross fostering experiments, instead of parental and non-parental calls, biological and foster parental calls were used. Contact calls of adult budgerigars are individually distinctive (Farabaugh & Dooling 1996), with most calls of each subject presenting a distinctive frequency modulation (FM) pattern or spectrographic "signature". Thus, for each stimulus category, 6 contact calls recorded at a high signal-noise ratio and devoid of interfering sounds were randomly selected (examples in Fig. 2.1C). These signals were low pass filtered (cut off:

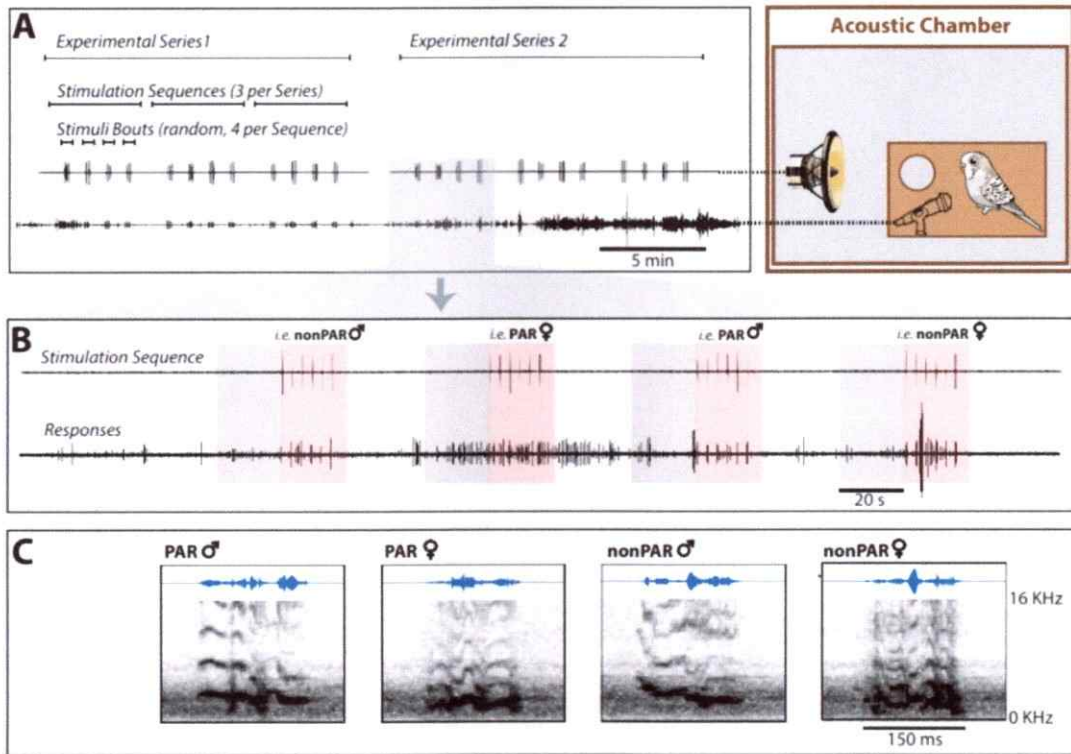
800 Hz) and their maximum amplitude equalized. A mixed colony sound was also prepared to be presented at a lower intensity level as continuous background noise during the presentations of stimuli calls (see acoustic specifications below).

Playback experiments had the following structure (Fig. 2.1): A **Stimuli bout** consisted of the presentation of the six calls of the same category (same adult) with 3-s intervals in between. Four stimuli bouts corresponding to the four adult contact call categories of the tested individual were used in each experiment. A **Stimulation sequence** (Fig. 2.1B) corresponded to the presentation of the four stimuli bouts in random order, presented with 1-min intervals between successive bouts. An **Experimental series** (Fig. 2.1A) corresponded to the consecutive presentation of three stimulation sequences, with 2-min intervals between sequences. During the entire Experimental series the mixed colony background noise was presented continuously at a soft intensity while stimuli were delivered at a louder level. Depending on the activity of the experimental bird, experiments were completed with the consecutive presentation of 3-6 Experimental series (with a total duration of 100 to 200 min). If the experimental individual presented vocal activity in at least 3 Stimulation sequences during the first 3 Experimental series, we finished the experiment after the completion of the third series. However, if the individual presented lower vocal activity, we continued presenting Experimental series until the criterion of subject's vocalization during three Stimulation sequences was met or until the completion of 6 entire series.

Experiments were run with the experimental subjects placed in their own nest inside a custom-made acoustic chamber (1x1x1 m). Subjects were removed from the colony inside their nest and installed in the chamber 30 min before beginning the

experiment. A replacement nest was installed at the position of the nest removed, and siblings of the experimental bird were kept there during the entire experiment. Experiments always began between 8:00 and 9:00 am. Acoustic stimuli were delivered by means of a loudspeaker (JVC, 50-20.000 Hz) installed 40 cm away from the nest entrance and vocal activity of experimental nestlings was recorded using an omnidirectional microphone (AKG C 417<sup>III</sup>) installed inside the nest and directly connected to a digital acquisition system. All stimulus calls were delivered at the same amplitude (75 dB SPL RMS) and the background colony sound was presented 25 dB below stimuli level, both values measured at the nest entrance with a sound level meter (Bruel & Kjaer 2238). Stimulus delivery and acoustic recording was controlled by a specially designed routine in PRESENTATION (Neurobehavioral Systems, Inc.). Temperature inside the nest was controlled with a thermocouple and stabilized at  $30\pm 2^{\circ}\text{C}$  with an infrared led system during the entire experimental period.





**FIGURE 2.1** General structure of playback experiments. **A:** Acoustic stimuli (top trace) were presented to experimental individuals inside an acoustically isolated chamber, while continuously recording their vocal activity inside their nest (bottom trace). Two experimental series are schematized. Each series consists of 3 stimulation sequences, and each sequence corresponds to the random successive presentation of the 4 stimuli bouts. A complete sequence lasted 5 min. **B:** Detail of a single stimulation sequence, consisting of the sequential presentation of the four stimuli bouts in a random order (5-min shaded area in A). Each bout consists of the presentation of 6 contact calls from the same individual, in random order and separated by 3 s in between calls. Gray and red shaded areas (20 s each) schematize pre-stimulus and stimulus analysis windows for each stimuli bout, respectively. **C:** Examples of contact calls used as stimuli in a playback experiment. Waveforms and spectrograms of one call of each adult category are presented.

### Playback Experiments Analysis

To quantify changes in vocal activity of experimental individual during stimulus presentation, 2 relevant time windows were defined, each having a 20 s duration. **Pre-Stimulus window** corresponded to the 20 s preceding the onset of the first contact call of any stimuli bout. **Stimulus windows** began with the onset of the first contact call of a bout and ended 5 s after the last contact call of the same bout (Fig. 2.1B). Using automatic detection routines of RAVEN PRO 1.4 (Cornell Laboratory of Ornithology), all the vocalizations emitted by the individual in each of these windows were detected, saving onset time and duration of all vocal emissions for further analysis. Thus, vocal rates (vocalizations/s) in pre-stimulus and stimulus conditions were obtained for the four different stimuli bouts of every stimulation sequence. Amplitude of vocal responses was not analyzed in playback experiments, because this feature is highly dependent on the position of the birds, which moved freely inside the nest. Spectral features of vocalizations were not used for playback experiments analysis either, because they are highly variable both intra-individually and throughout development, but they were taken into account for the study of variability of acoustic signals throughout development (see next section).

As our interest was to follow contextual attributes of communicative behavior of nestlings throughout development, we defined 3 variables of interest to be measured in each playback experiment: **General Responsiveness (R)**, **Response Selectivity (S)**, and **Median of Response Latencies (L)**. To quantify these variables all the stimulation sequences in which vocal activity was detected during an experiment (active stimulation sequences) were considered and the following procedures were applied:

R was a measure of the overall vocal responsiveness to contact call stimulation, calculated as a ratio between average vocal rates in stimulus condition ( $VR_{stim}$ ) versus pre-stimulus condition ( $VR_{pre}$ ) for the entire experiment, with the formula  $R = (VR_{stim} - VR_{pre}) / (VR_{stim} + VR_{pre})$ . Thus, R had values from -1 to 1 and was a dimensionless variable. Positive values indicate higher vocal emission rates during stimuli presentations ( $VR_{stim} > VR_{pre}$ ), negative values indicate lower vocal emission rates during stimuli presentations ( $VR_{stim} < VR_{pre}$ ), and zero indicates no effect of stimuli on vocal activity ( $VR_{stim} = VR_{pre}$ ).

S was intended to detect differences in the strength of vocal responses to parental and non-parental contact calls. To quantify this, a simple partition of R into its parental and non-parental components was not useful, because this variable presented a marked bimodal behavior, adopting values close to zero or close to 1, and thus it was not sensitive to subtle changes in responsiveness levels to different stimulus categories. Therefore, a finer procedure was followed to calculate S. First, the change between  $VR_{pre}$  and  $VR_{stim}$  for each single stimuli bout  $i$  in any active stimulation sequence  $j$  throughout the experiment was measured ( $D_{ij} = VR_{stim(ij)} - VR_{pre(ij)}$ ). Thus, each D was a measure of vocal responses in each of the stimuli bouts presented during the active stimulation sequences of the experiment. As response levels could differ drastically across different stimulation sequences of an experiment, each  $D_{ij}$  was standardized by the cumulative responses to the four bouts of the same sequence  $j$  ( $D^*_{ij} = D_{ij} / \sum_k D_{kj}$ ). Then, an average  $\bar{D}^*_i$  was calculated for each stimuli category  $i$  across all active stimulation sequences of the experiment. These  $\bar{D}^*_i$  values were an average measurement of relative responsiveness to each stimulus category during the entire experiment, and since they were standardized

values they could range from -1 to 1 and were dimensionless. S was finally calculated as the difference between these values to parental ( $\check{D}^*_{p}$ ) and non-parental ( $\check{D}^*_{np}$ ) stimuli, according to the formula  $S = \check{D}^*_{p} - \check{D}^*_{np}$ . Thus, S values close to zero indicate similar response levels to parental and non-parental stimuli, and positive or negative values indicate that these levels differ.

L was a measure of the strength and variability of the temporal association between stimuli presented and evoked vocal responses. For that purpose, response latencies, defined as the time difference between the onset of a vocalization emitted and the onset of the preceding stimulus, were measured for any detected vocalization emitted during the stimulus presentation windows of an experiment. Then, the frequency distribution of the values obtained was analyzed. If vocal responses with characteristic short latencies were emitted, histograms with peaks at small time values should be observed. If responses were emitted in a non stereotyped, more variable temporal association with stimuli, a flat histogram should be observed. As a way to measure differences in latency distribution, the median of the response latencies histogram (L) was calculated for each experiment.

### Acoustic Signal Analysis

In order to measure variability of vocal repertoires throughout nestling development, acoustic analysis of vocalizations recorded in playback experiments during the four stages of development were performed. Based on multitaper methods implemented in SAP 2011 (Tchernichovski et al. 2000) a parametric description of each vocalization was constructed. Following Tchernichovski et al. (2000) and Ravbar et al. (2012), our

analysis was based on 6 mean features of each vocalization: peak frequency, wiener entropy, FM, spectral continuity, pitch goodness and total duration.

As a way to quantify intra-individual acoustic variability throughout development, dispersion of vocalizations in the six acoustic variables analyzed was studied using Mahalanobis distances, which is a measure similar to Euclidean distance, but takes into account the covariance matrix of the data set and it is scale-invariant (De Maesschalck et al. 2000). Thus, it is not sensitive to scale divergences and considers possible correlations between different acoustic features. Repertory variability was quantified for the same subjects tested in playback experiments. In each case, 50 vocalizations emitted by the individual during the playback experiment were randomly selected and the Mahalanobis distance from each vocalization to the centroid calculated over the whole sample of the individual was measured. The mean value of these distances was taken as a measure of intra-individual repertoire variability for that individual.

In order to explore if acoustic structure and variability of first contact calls were influenced by previous social experience, calls of socially deprived and cross-fostered birds (recorded at S4) were also analyzed. Following the same procedures described above, acoustic features and intra-individual variability of first contact calls were calculated and compared among normal, socially deprived and cross-fostered birds. Additionally, first contact calls of cross fostered birds were also compared with the basic repetitive FM unit of their own late begging calls (recorded at S3), and with their biological and foster parental contact calls. In order to do so, 10 good quality calls recorded for each of these categories were randomly selected. Mahalanobis distances



between the first contact calls of each cross-fostered subject and the centroid of each of the other categories were obtained. With these values, average Mahalanobis distances from first contact calls of cross-fostered birds to their own begging calls and their foster and biological parental contact calls were calculated. Finally, effects of socio-acoustic experience in juvenile contact calls were preliminary explored by means of a visual analysis of spectrograms of 10 random contact calls emitted at 2-3 month of life by one socially deprived, one cross fostered, and one normally reared individual. The overall FM patterns of these calls were qualitatively compared with first contact calls emitted by the same individuals and with calls of putative social models.

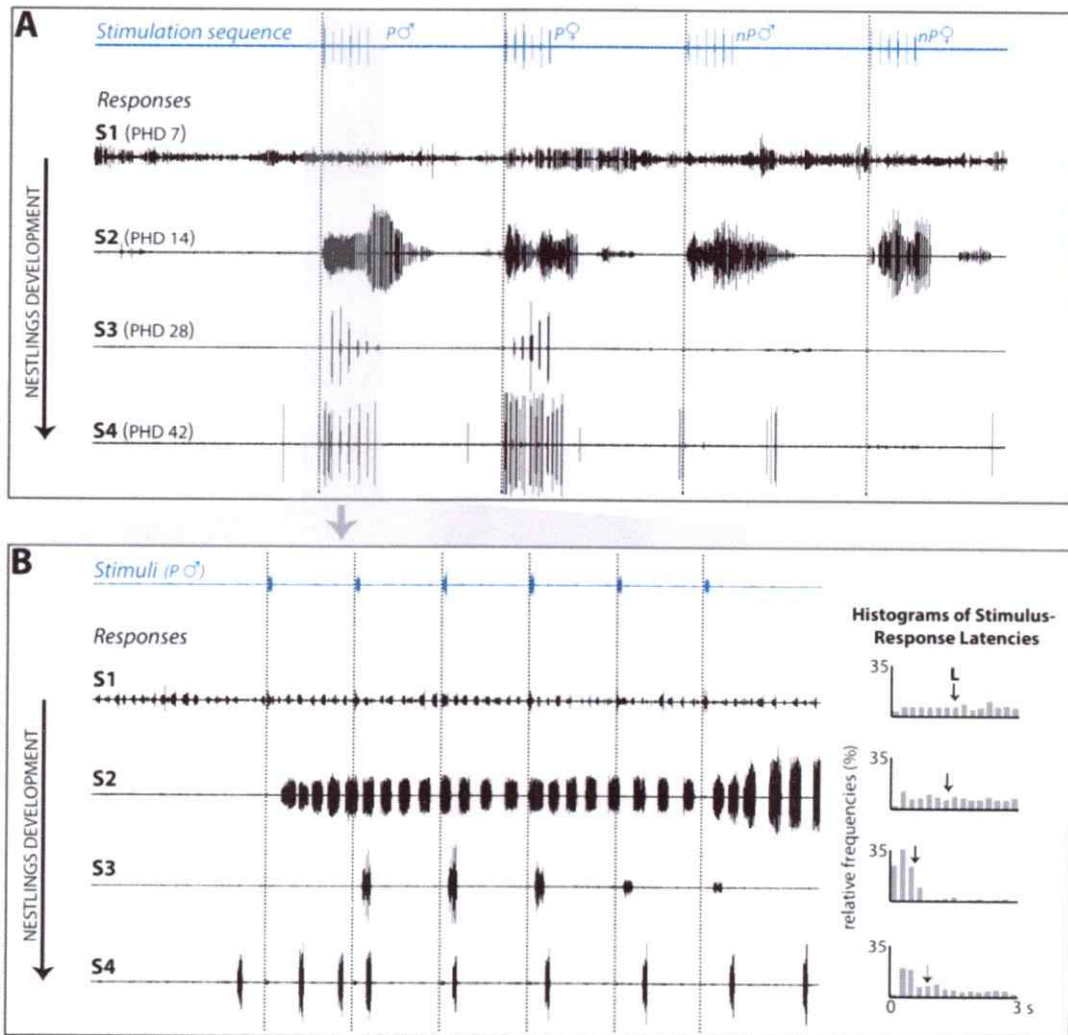
#### Statistical Analysis

Differences in behavioral variables (R, S, and L) and repertoire variability among developmental stages and social treatments were evaluated with permutation ANOVAs (AOVP function) and post-hoc Tukey tests implemented in R (Wheeler 2010). Acoustic features of first contact calls of normal, socially deprived and cross fostered birds were compared with the program PERMANOVA (Anderson 2001). Distances between calls of cross fostered and other birds were compared with Friedman and Wilcoxon tests also implemented in R. Mahalanobis distances calculated over acoustic features of vocalizations were performed with STATISTICA 7 (StatSoft, Inc.).

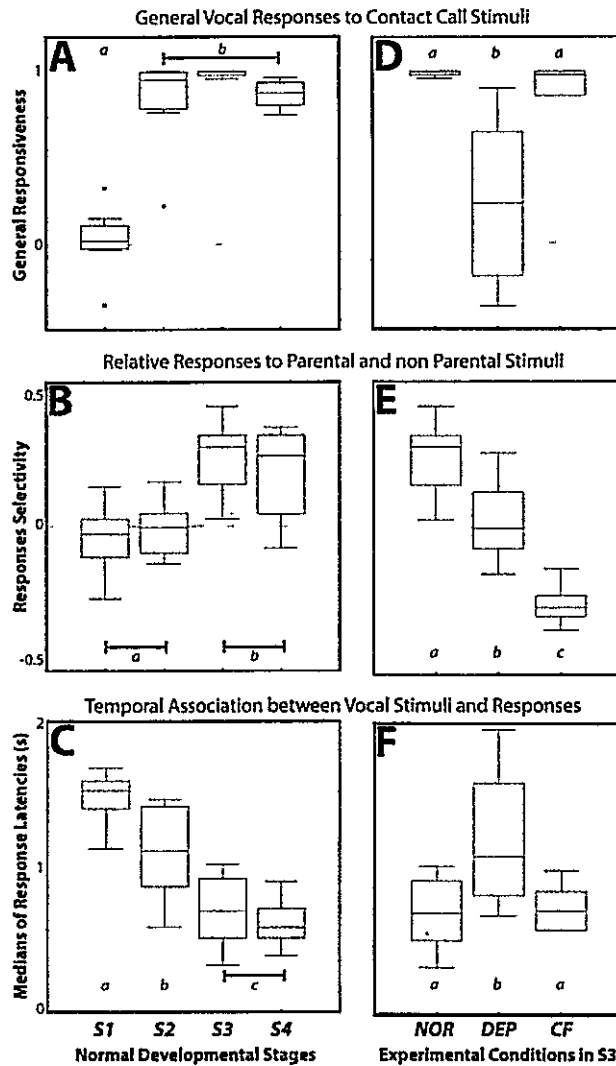
## 2.3 RESULTS

### Normal Development of Communication: Behavioral Analysis

We found that General responsiveness (R), Response selectivity (S) and Medians of response latencies (L) changed drastically with age. Characteristic vocal behavior of birds in the different developmental stages are shown in Figure 2.2, at two different temporal scales. In S1, bird emissions were independent of contact call stimulation, but in S2, S3 and S4 birds vocalized almost exclusively in response to contact calls (Fig. 2.2A). Values of R throughout development differed between S1 ( $R \approx 0$ ) and all the subsequent stages ( $R \approx 1$ ), but not among these later stages (Fig. 2.3A, permutation ANOVA  $p < 0,001$ ; Tukey test  $p < 0,001$ ). As shown in Fig. 2.2A and Fig. 2.3A, general vocal responses appeared first in S2, but at that time response levels to parental and non-parental stimuli were similar. Selective responses emerged only in S3, and persisted in S4. At these two stages responses evoked by parental stimuli were markedly stronger than those evoked by non-parental stimuli (Fig. 2.2A). The analysis of S presented significant differences among the two first and two last developmental stages, but not between S1 and S2 ( $S \approx 0$ ), and between S3 and S4 ( $S > 0$ , Fig. 2.3B, permutation ANOVA  $p < 0,001$ ; Tukey test  $p < 0,05$ ). Finally, response latencies were highly variable in S1 and S2, but not in S3 and S4, stages at which characteristic short latencies in vocal responses were observed (Fig. 2.2B). Accordingly, values of L decreased across developmental stages, presenting differences between S1 and S2, and also between these stages and S3 and S4, but not between the last two stages (Fig. 2.3C, permutation ANOVA  $p < 0,001$ ; Tukey post-hoc test  $p < 0,05$ ).



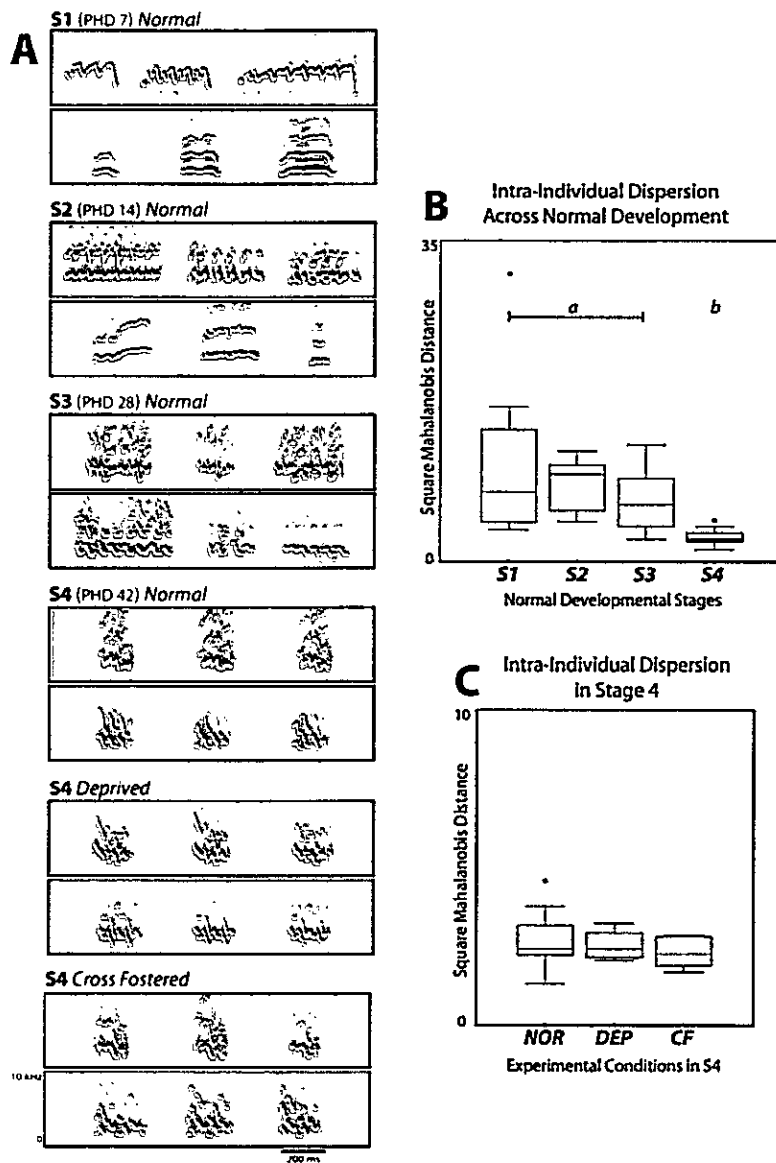
**FIGURE 2.2** Characteristic vocal behavior of birds at four normal developmental stages (S1-S4). **A:** Entire experimental sequences taken from experiments with different birds across development. For schematic purposes, the order of bouts has been modified to align responses to the same stimulus categories (Top trace: *P*: parental, *nP*: non parental). Vocal responses evoked by contact call stimuli are apparent only from S2 on, and selective responses to parental stimuli are apparent in S3 and S4. **B:** Detail of same responses to the male parental stimuli bout presented in A, showing changes in response latencies across development. Histograms on the right represent response latencies for the complete experiments from which the examples displayed in this figure were drawn. Black arrows in these histograms indicate medians of latencies distribution (L, see Materials & Methods for details). Vertical dotted lines indicate the onset of each stimuli bout in A and of each stimulus in B. The total duration of the stimulation sequences presented in A is 5 min, the gray shaded area lasts 26 s and is expanded in B. Other abbreviations as in Figure 2.1.



**FIGURE 2.3** Results of playback experiments performed throughout normal developmental stages (graphs A, B and C,  $N=8$  for each stage) and in developmental stage 3 with normally reared (*NOR*), socially deprived (*DEP*) and cross-fostered (*CF*) birds (graphs D, E and F,  $N=8$  for *NOR* and *DEP*,  $N=5$  for *CF*). **A**, **D**: General responsiveness (*R*). **B**, **E**: Responses selectivity (*S*) to parental and non-parental stimuli (except for cross-fostered birds, where *S* was calculated comparing responsiveness to biological and foster parental stimuli). **C**, **F**: Medians of response latencies (*L*). Box Plots indicate medians,  $Q_1$  and  $Q_3$ . Whiskers indicate ranges not considering outliers and these are depicted as individual points. In each graph, the same lowercase characters indicate stages or experimental conditions for which no statistical differences occur. Abscissa values correspond to dimensionless variables in A, B, D and E (horizontal lines indicate zero), and to seconds in C and F. For details about calculations of *R*, *S* and *L*, see Materials & Methods.

### Normal Development of Communication: Signal Analysis

Figure 2.4 summarizes the intra-individual variability of call repertoires of normally reared and socially manipulated birds throughout development. Spectrograms of three random vocalizations are shown for two representative individuals in each normal developmental stage (Fig. 2.4A, upper eight spectrograms). As suggested by these spectrograms, individual vocalizations were variable during the initial stages of development (S1 to S3, when birds are producing begging calls inside the nest) and became stereotyped only in S4 (when fledglings have left the nest and are emitting their first contact calls). Average Mahalanobis distances from vocalizations of an individual repertoire to the centroid calculated over 50 vocalizations of the same individual recorded during the same session, showed that intra-individual variability was high in S1-S3 and decreased drastically in S4 (Fig. 2.4B, permutation ANOVA  $p < 0,05$ ; Tukey test  $p < 0,01$ ).



**FIGURE 2.4** Analysis of intra-individual variability of call repertoires recorded throughout normal developmental stages and on developmental stage 4 from socially deprived and cross-fostered birds. **A:** Spectrograms (FFT 256 points, 80% overlap) of examples of vocalizations of two representative individuals for each normal developmental stage or experimental social condition (recorded in stage 4). **B:** Intra-individual variability of vocalizations throughout normal development as measured by Mahalanobis distances. **C:** Intra-individual variability of vocalizations in stage 4 for normally reared, socially deprived and cross-fostered birds, as measured by Mahalanobis distances. Statistical differences and other abbreviations as in Figure 3. Scales of spectrograms are shown in the lower graph.

### Social Learning during Early Development: Behavioral Analysis

Playback experiments performed in S3 on socially deprived and cross fostered birds showed that the development of selective vocal responses with stereotyped response latencies was highly dependent on nestlings' normal socio-acoustical experience with caregivers. As shown by the values of R, begging calls of normally reared and cross fostered birds were emitted in S3 almost exclusively in response to contact calls ( $R \approx 1$ ), but vocalizations of socially deprived birds were less dependent on acoustic stimulation ( $R < 1$ , Fig. 2.3D, permutation ANOVA  $p < 0,001$ ; Tukey test  $p < 0,05$ ). In addition, values of S indicate that normally reared birds responded preferentially to biological parental stimuli ( $S > 0$ ), whereas responses of cross fostered birds were strongly selective for foster parental calls, displaying low responsiveness to biological parental stimuli ( $S < 0$ ). In contrast, vocal responses of deprived birds showed similar low response levels for parental and non-parental stimuli ( $S \approx 0$ , Fig. 2.3E, permutation ANOVA  $p < 0,001$ ; Tukey test  $p < 0,005$ ). Lastly, values of L were small and similar for normal and cross fostered nestlings, but larger for deprived birds (Fig. 2.3F, permutation ANOVA  $p < 0,05$ ; Tukey test  $p < 0,05$ ).

### Social Learning during Early Development: Signal Analysis

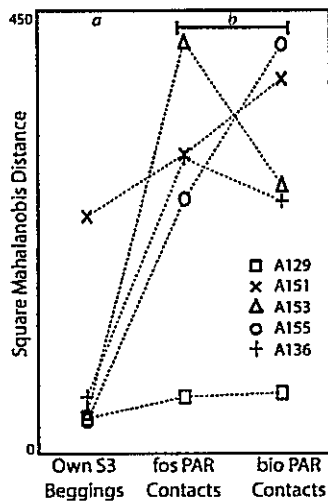
First contact calls of normally reared, socially-deprived and cross fostered birds emitted shortly after the subjects left the nest (S4) were also analyzed (spectrograms in Fig. 2.4A, lower three rows). We found no differences in the mean acoustic features (PERMANOVA  $p = 0.88$ ) and in intra-individual variability of repertoires (Fig. 2.4C, permutation ANOVA  $p = 0.83$ ) among these three experimental groups. Because this lack

of differences suggests that the gross acoustic structure of the first contact calls of budgerigars was not strongly modulated by socio-acoustic experience of young birds, we compared the first contact calls of the five cross fostered birds with their own late (S3) begging calls, and also with their biological and foster parental (male and female) contact calls. For the five birds, we found that average Mahalanobis distances between their first contact calls and their own late begging calls were shorter than distances to foster and biological parental calls, and no differences in distances to these two last categories were detected (Fig. 2.5A, Friedman rank sum test  $p < 0.05$ , Wilcoxon paired sum rank test  $p < 0.05$ ).

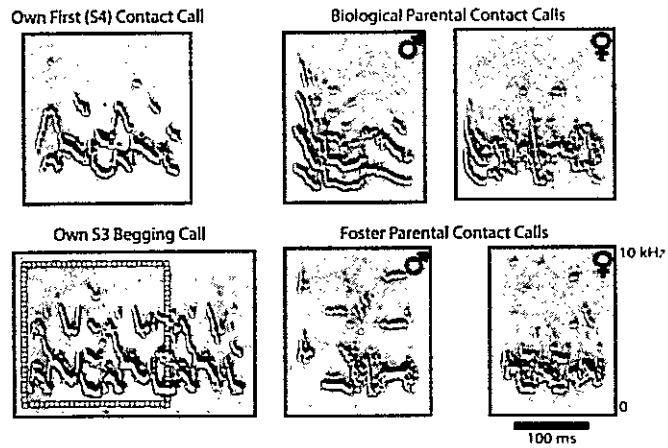
Conversely, the qualitative analysis of spectrograms of contact call emitted at 2-3 months of life by one socially deprived, one normally reared, and one cross fostered birds suggested that socio-acoustic experience is important for contact call modification during late juvenile life. Compared with their own S4 contact calls, all the birds analyzed showed new distinctive FM patterns in their late juvenile contact calls (Fig. 2.6, upper two rows). Furthermore, juvenile contact calls of the cross fostered bird showed a FM pattern that was very similar to that of the contact calls of one of its foster siblings (Fig. 2.6B), while calls of the socially deprived bird, kept isolated from conspecifics but in close interaction with humans, showed a quite abnormal structure evidencing imitation of the whistle of its human tutor (Fig. 2.6C).



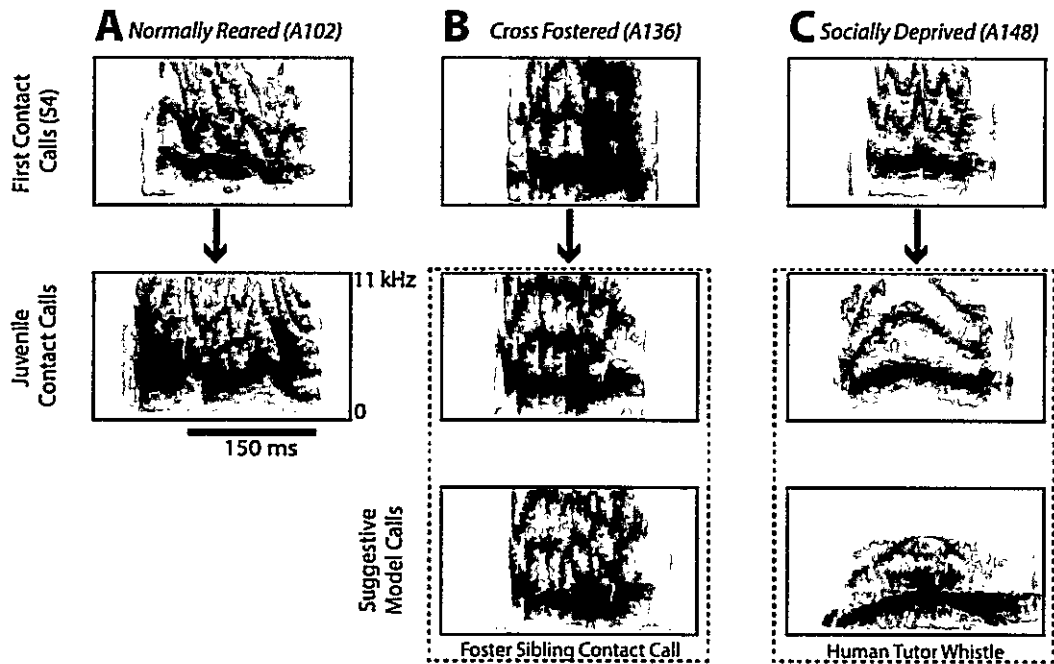
**A** Distance from First Contact Calls of Cross Fostered Birds



**B** Example of Own and Parental Calls for One Selected Bird (A155)



**FIGURE 2.5** Comparison of first contact calls of cross-fostered birds with their own late begging calls, and with biological and foster parental contact calls. **A:** Mean Mahalanobis distances from first contact calls of the five analyzed individuals to their own late (S3) begging calls and to their foster (fos PAR) and biological (bio PAR) parental contact calls. **B:** Example of spectrograms (FFT 256 points, 80% overlap) of representative calls of each category for one selected cross-fostered bird (A155). The white dotted frame in the “Own S3 begging call” indicates the basic FM pattern of this call that is similar to the first (S4) contact call of the same individual.



**FIGURE 2.6** Representative examples of spectrograms (FFT 256 points, 50% overlap) of first (S4) contact calls (upper row) and late juvenile contact calls (middle row) recorded at 2-3 month of life for **A:** one normally reared, **B:** one cross-fostered, and **C:** one socially-deprived budgerigar. The qualitative comparison among first and late juvenile vocalizations of each bird suggests that spectrographic structure of contact calls have changed during the juvenile life in every case. Moreover, in the case of the cross fostered and the socially deprived birds, overall FM patterns of late juvenile contact calls presented a clear resemblance with those of calls of non-genetically related social companions (lower row).

## 2.4 DISCUSSION

### Normal Developmental Stages of Budgerigars Vocal Behavior

Results of this study show a sequence of developmental stages in the early communicative behavior of budgerigars. Vocal activity of recently hatched birds (S1) is characterized by spontaneous and highly variable vocalizations, not clearly modulated by acoustic stimulation but probably by internal factors such as body temperature and hunger (Hall et al. 1997). General vocal responses begin to be detectable at S2, in coincidence with the development of general auditory sensitivity in this species (Brittan-Powell & Dooling 2004) and also with the histological maturation of the main mid-brain auditory nucleus (Hall et al. 1999). At this moment responses to different contact call categories are fairly similar and a strict stimulus-response temporal association is not developed yet. Selective responses characterized by stronger vocal activity to contact calls of caregivers than to unfamiliar ones appears only at S3, time at which a strict stimulus-response temporal association is also detected. In terms of signal structure, individual repertoires are still highly variable in S2 and S3. After leaving the nest (S4), contextual attributes of vocal behavior (responsiveness, selectivity and stimulus-response latencies) remain similar to those of S3. However, intra-individual vocal variability shows a sharp decrease at this time, concurrently with the emergence of “adult-like” contact calls.

### Social Influences during Early Vocal Development

Experiments with birds reared in socially manipulated conditions indicate the importance of social experience on early development of contextual attributes of

acoustic communication. At S3, cross fostered nestlings show strong vocal responses directed to foster parental calls and socially deprived birds develop weak, non strictly time-coordinated, and non selective vocal responses to contact call stimulation, which indicates that development of all these behavioral attributes depends on normal interactions with caregivers inside the nest. Nevertheless, the role of social experience is not as clear for early development of vocal signal structure. The gross acoustic structure and variability of vocal repertoires of cross fostered and socially-deprived birds at S4 does not differ from those of normally reared birds, and the first contact calls emitted by cross fostered birds shortly after fledging (at S4) are more similar to their own late begging calls than to foster or biological parental contact calls. These results support the idea that the acoustic structure of the first contact calls emitted by budgerigars are derived from the basic FM structure of their own late begging calls and are not clearly subjected to social influences during earlier development. Conversely, the qualitative observation of changes in the overall spectrographic structure or "signatures" of contact calls of three juvenile birds 1-2 month after fledging and the apparent involvement of vocal convergence with social companions on this process, suggest that at some point during juvenile life social experience begin to influence the modification of the acoustic structure of contact calls.

#### Comparison with Former Studies on Parrot Early Vocal Development

Former studies in budgerigars' early vocal development have been mainly focused on signal acoustic structure, showing that structural attributes of calls change throughout nestling period and suggesting that first contact calls of birds are developmental

derivates of their late begging calls (Brittan-Powell et al. 1997; Hall et al. 1997). By analyzing the vocal behavior of nestlings exposed to signals of contrasting biological relevance, our study quantified the development of several contextual attributes of acoustic communication during early ontogeny. The follow up of these attributes revealed the transitional process from begging calling behavior of nestlings to contact calling behavior of fledglings, during which a sequential differentiation of audio-vocal and social traits take place. Our results also corroborated the structural similitude between late begging calls of nestlings and first contact calls of fledglings. By adding these evidences, this work gives experimental support to the idea of a developmental “continuum” in the begging-to-contact calls transition, as proposed by previous studies based exclusively on signal acoustic structure (Brittan-Powell et al. 1997; Hall et al. 1997).

Recent work in wild green-rumped parrotlets (*Forpus passerinus*) have shown that some acoustic properties of first contact calls emitted by fledglings before leaving the nest are indeed learned from their parents (Berg et al. 2012), suggesting that vocal learning appears very early in the development of this species. The work of Brittan-Powell et al. (1997) also suggested that some features of late begging and first contact calls of budgerigars depends on previous experience, because at the stages analyzed in that study, the calls of hand-reared and normal birds were slightly different. Experiments in which early deafening of nestlings (Heaton & Brauth 1999) and early lesioning of telencephalic sensory-motor circuits (Heaton & Brauth 2000) preclude the normal development of late begging and first contact calls in budgerigars, also indicate that a form of sensory-motor learning is involved in the production of calls at these early

stages. These results are somewhat contrasting with our work, in which evidences of social influences on structural attributes of calls during the nestling period were not found. However, our analyses of first contact calls were based on mean acoustic features of vocalizations and not on a detailed study of their internal structure (e.g. by comparing FM motifs with spectrographic cross-correlations: Cortopassi & Bradbury 2000). Therefore we cannot exclude completely the operation of vocal learning processes in first contact calls or even in late begging calls, as a deeper analysis of acoustic structure would potentially unveil.

## Capítulo 3

# **SOCIAL LEARNING IN CONTACT CALLS OF JUVENILE BUDGERIGARS**

### ABSTRACT

Parrots are highly social birds and display a rich repertoire of vocal signals, contact calls being among the most commonly emitted. These calls play an important role in diverse affiliative interactions and are socially learned throughout adulthood in several parrot species. During development contact calls begin to be emitted approximately when young birds leave the nest and are supposedly essential for socialization processes in this period. Nevertheless, we still have a poor understanding of their function and of the prevalence of social learning during juvenile life. In this study we characterized contact call development in captive juvenile budgerigars, comparing call repertoires of individuals reared in two contrasting socio-acoustical contexts at two and three months after hatching. We found that birds modify duration and spectrographic motifs of their calls throughout juvenile life. In addition, the spectral features termed peak frequency and pitch goodness, and the level of intra-individual variability differ for calls of subjects reared in different socio-acoustical contexts. Finally, the inspection of call spectrograms shows qualitative evidence of vocal convergence among social companions in both conditions at the two developmental stages studied. We discuss the functional significance of the differences found and suggest that these results stress the importance of social learning during early stages of budgerigar socio-communicative development.

### 3.1 INTRODUCTION

Contact calls are common in diverse vertebrate social species, often having a tonal structure with modulations sweeping across a range of frequencies, and are important to coordinate different affiliative behaviors between two or more individuals (Marler 2004; Kondo & Watanabe 2009). Parrots are highly social animals and display a rich repertoire of vocal signals, contact calls being among the louder and most easily identifiable, used by both sexes in several behavioral contexts (Bradbury 2003). During non breeding periods parrots form groups of variable size and composition whilst foraging, resting and roosting, and contact calls play an important role in the coordination of cohesive movements of flock flights (Buhrman-Deever et al. 2008), in fission-fusion of group during daily activities (Vehrencamp et al. 2003; Balsby & Bradbury 2009) and in aggregations of individuals in night communal roosts (Wright 1996; Salinas-Melgoza & Wright 2012). During the breeding season, pairs of mates form relatively isolated and stable social units, and evidence from several species shows that individual recognition in pair-mate and parent-offspring interactions are also mediated by contact calls (Saunders 1983; Wanker et al. 2005; Berg et al. 2011). Interestingly, laboratory studies have shown that contact calls of parrots are socially learned during adulthood (Farabaugh et al. 1994; Hile & Striedter 2000; Manabe et al. 2008), but how this behavioral trait is used in their communicative systems is not yet clearly understood (Dahlin et al. 2013). Studies in different species have suggested that adult vocal plasticity could be important for mating (Hile et al. 2000; Movarec et al. 2006), for geographical dispersion among populations (Wright et al. 2005), and for managing conflicts in fission-fusion social systems (Balsby & Bradbury 2009; Balsby & Adams



2011).

In contrast with the information available on the use of contact calls in adult parrots of several species, we still have a poor understanding of contact call function and development in early stages of parrot life. During the nestling phase, parrots emit most often begging vocalizations that are important to coordinate feeding interactions with parents, and contact calls largely replace these vocalizations as young birds fledge and begin to establish independent relationships with different social companions (Wanker 2002; Berg et al. 2013). Studies in spectacled parrotlets (*Forpus conspicillatus*) and budgerigars (*Melopsittacus undulatus*) have shown that contact calls of juvenile birds mediate interactions with their parents, siblings and other social companions (Wanker et al. 1998), and are probably important for juvenile socialization (Stamp et al. 1990; Garnetzke-Stollmann & Franck 1991). However, since nesting strategies of wild parrots range from completely isolated pair reproduction in some species, to large colonies of closely aggregated nesting pairs in others (Forshaw 2010), the socio-acoustical environments for juveniles of different species are highly contrasting, and contact call functions and development may also differ. In fact, evidences of social learning of contact calls by juvenile parrots are contrasting for different species. Recent work in wild green-rumped parrotlets (*F. passerinus*) have clearly shown that at least some acoustic properties of contact calls emitted by fledglings are learned from their parents (Berg et al. 2012). On the other hand, studies in captive budgerigars have suggested that the first contact calls emitted by fledglings of this species are acoustically related to their own late begging vocalizations and are not clearly subjected to social learning until about the end of juvenile life (Brittan-powell et al. 1997).

In addition to discuss the innate or learned nature of initial contact calls, unraveling the pattern of contact calls development throughout juvenile life is relevant to gain a deeper understanding of the complex communicative and social attributes of parrots. In this study we focus on contact call development of juvenile captive budgerigars (*Melopsittacus undulatus*), to characterize changes in the acoustic structure of these vocalizations throughout juvenile life. Additionally, we aim at evaluating the influence of the rearing social environment on contact call structure, variability and convergence among social mates occurring during this period.

### 3.2 MATERIALS AND METHODS

#### Experimental Design

Budgerigars, small Australian parrots commonly reared as pets, have a semi-aggregated reproductive system in the wild, with different pairs nesting close to each other in tree hollows in small forest patches (Wyndham 1981). Thus, this species represents an intermediate condition within the range of reproductive aggregation strategies of parrots. Budgerigars have a particularly fast sexual maturation, juveniles becoming sexually active adults at about 4 months of life (Wyndham 1980). As our work focused on the juvenile period, we studied contact calls of growing budgerigars recorded at 2 and 3 months of life, after fledging but before reaching sexual maturity.

To explore the influence of different forms of reproductive aggregation on vocalization structure, two contrasting social developmental contexts were defined: solitary and aggregated reproduction. The solitary condition was provided by installing one breeding pair with its offspring in an isolated wired cage (1x1x0.8 m), and the aggregated condition corresponded to three breeding pairs with their respective offsprings inside a cage of the same dimensions. Each cage was installed inside a separate custom-made acoustic isolation chamber. These chambers were internally covered with acoustic foam, providing approximately 30-dB sound attenuation level within the 1-10KHz range relative to the exterior, and had proper ventilation and illumination systems (a stable 16/8 day/night cycle was used during experiments). A total of 4 chambers were used to run experiments simultaneously with 3 solitary (in 3 chambers) and 3 aggregated (in 1 chamber) families, and all of them were installed in the same room, where temperature was between 10 and 25 °C .

All the individuals used in this study were taken from a budgerigars' colony maintained in an aviary inside a room with natural light in facilities of our laboratory (2x4x2m, 60-80 leg ringed birds). To begin experiments, we induced coordinated reproduction by removing all the nest-cages of the colony for some days and reinstalling them altogether on a given day. After this procedure, when at least 6 breeding pairs were detected to occur concurrently (using a criterion of less than 15 days among laying onsets), a detailed monitoring of the nests was initiated, controlling that they were visited by both putative parents but not by other interfering individuals throughout the incubation period. Then each nest was randomly assigned to one of the two alternative social conditions and when hatching began the whole family was transferred to the corresponding experimental cage. In order to minimize the chance of parental neglect, a careful procedure was followed: when hatchlings were first detected in any experimental nest, an experimenter waited in an observation position until both parents were inside the nest. At that moment the nest entrance was quickly closed and the whole family was transferred to their experimental chamber. The complete procedure took usually less than 5 minutes and only when the nest was properly installed in the new location its entrance was reopened. Once in the experimental chambers, families were provided with *ad libitum* mixed seeds and water, and a non-invasive monitoring procedure was carried out every 2-3 days. In these families, all the growing individuals were leg ringed before the post-hatching day (PHD) 11 and audio recorded at PHD 60 and PHD 90 (see next section for details). When all the experimental juvenile subjects in a particular chamber were sexually mature and their sex was externally identified (around PHD 120, cere coloration differs for males and females), the experiment was finished and all the

individuals were given to local pet suppliers, to avoid mixing them with future experimental pairs of the colony.

The entire experimental procedure described in the preceding paragraph took around 6 months and was repeated twice. Thus, 6 families were raised in each of the 2 social developmental conditions. However, because one pair in the solitary condition neglected their offspring few days after left in the experimental chamber, 5 solitary and 6 aggregated families were studied. Clutch sizes were of 2-3 individuals, and a total of 14 (8♀, 6♂) and 13 (8♀, 5♂) juveniles were studied in the solitary and aggregated conditions, respectively (details in Table 3.1).

**TABLE 3.1** Social condition, family, sex and number of contact calls analyzed for each of the experimental subjects used in this study.

SOCIAL CONDITION	FAMILY	INDIVIDUAL	SEX	PHD 60 (N)	PHD 90 (N)
Aggregated Reproduction	c1	a101	f	60	39
		b137	f	60	60
	c2	a140	f	56	60
		a141	f	56	60
	c3	a143	m	60	60
		a144	f	60	60
	c4	b224	m	60	60
		b225	f	60	60
		b227	m	60	60
	c5	b228	f	60	60
		b229	m	60	60
		a211	f	60	60
	c6	a212	m	34	60
		a225	m	60	60
Solitary Reproduction	s1	a226	m	60	60
		a227	f	60	60
		a229	f	51	60
	s2	a230	f	51	60
		a231	f	60	60
		a222	m	60	60
	s3	a223	f	36	60
		a224	m	60	60
	s4	a104	f	60	60
		a105	f	16	33
s5	a126	m	31	60	
	a127	f	60	40	
	a128	m	27	40	

### Contact Calls Recording and Analysis

In order to get acoustic recordings of contact calls of the juvenile budgerigars under study, a procedure adapted from Wanker et al. (2005) was followed. Briefly, when a focal individual reached PHD 60 or 90, it was removed from its chamber and put in a small wire cage (0.4x0.4x0.4 m) inside a custom-made recording box (made of board and acoustic foam). This box was positioned in the same room 2 m away from the chamber of origin of the focal individual. An AKG (C 417<sup>III</sup>) omnidirectional microphone was installed 0.3 m above the focal bird (inside the recording box) and another inside its chamber, and both were connected to a ZOOM H4 audio digital recorder (both channels were used to correctly discriminate vocalizations of the focal bird from those of its social companions). After a silent habituation period of 1 hour, the door of the chamber from which the focal individual was removed was slightly opened to allow acoustic contact of the subject with its family and induce contact call emissions by the focal bird, and a stereo recording was initiated (44.1 kHz/16 bit sampling rate/deep). Birds normally began to call few minutes after opening the chamber door and continued with intermittent activity in a variable fashion. Depending on that activity, recording was continued for 1-3 hours to get a good sample of contact calls of the focal individual.

Combining automatic detection routines in RAVEN PRO (Cornell Lab of Ornithology) and visual inspection of the recordings from the two channels, the first 60 contact calls emitted by an individual in a recording session were selected for acoustic analysis, discarding calls with low signal to noise ratio or overlapped with loud calls emitted by other individuals inside the open experimental chamber. Only in 13 of the 54

recording sessions (2 per each of the 27 studied individuals) it was not possible to select 60 calls, and thus a lesser amount was used for subsequent analysis. Based on multitaper methods implemented in SOUND ANALYSIS PRO 2011 (Tchernichovski et al. 2000) a parametric description of each vocalization was constructed. Following Tchernichovski et al. (2000) and Ravbar et al. (2012), our analysis was based on 6 mean acoustic features of each vocalization: peak frequency, Wiener entropy, FM, spectral continuity, pitch goodness and total duration.

#### Statistical Analysis and Spectrogram Comparisons

In order to study differences in mean acoustic features of vocalizations among developmental stages and social treatments, an approach based on data fitting to alternative Linear Mixed Models (LMM) and comparing them by Likelihood Ratio Tests (LRT) was implemented in R using the package *lme4* (Bates 2010). This strategy was chosen because our experimental design comprised several fixed (developmental stage, social condition, sex) and nested random (stages in individuals in families) factors, and because an unbalanced experimental design was used (sex and brood size were uncontrolled variables). For complex designs of this kind in which research questions are related only to some of the independent variables involved, sequential testing of alternative LMMs that differ by the inclusion of one specific hypothetically relevant factor is recommended (Bolker et al. 2009). Since our hypothesis was that both developmental stage and social condition could exert a significant effect on acoustic features of contact calls, both fixed factors were sequentially incorporated to the model and tested against a null model that included only a general intercept and the random





nested effects of stages in individuals in families. Although sexual differences were not among our research interests, sex was included in the model as a fixed factor before testing the other factors to determine if it yielded a significant better fitting than the null model and to assess the variability attributable to this factor. Since multivariate LMM are not implemented in *lme4* and because interpreting the weight of each variable in complex multivariate models is seldom unambiguous, LMM fitting was performed separately for each dependent acoustic variable. The R script used to fit and test alternative models is available by contacting the authors.

In addition to characterize the absolute values of acoustic features, we were also interested in comparing the intra-individual variability of acoustic signals between developmental stages and social conditions. Hence, intra-individual acoustic dispersion of vocalizations in the original acoustic features space was studied using Mahalanobis distances. To perform this, centroids of each sample of vocalizations (corresponding to each developmental stage of each experimental subject) were calculated and the Mahalanobis distance from each vocalization to its corresponding centroid was measured. Mahalanobis distance is a measure similar to Euclidean distance, but takes into account the correlations in the data set and is scale-invariant (De Maesschalck et al. 2000). This value was used instead of other distance measures because it is not sensible to scale divergences and considers possible correlations between different acoustic features. With this procedure a new variable of intra-individual dispersion was obtained (distance to the own repertoire centroid), in addition to the 6 mean acoustic features originally obtained for each vocalization. To test for differences in this variable among developmental stages and social conditions, the same LMM-LRT approach used for the

acoustic features was employed.

Since contact calls of Budgerigars are complex signals in the spectral and temporal domains, exhibiting a harmonically rich structure with several abrupt frequency modulations (Lavenex 1999), the parametric analysis based in mean acoustic features of calls (described above) was complemented with a qualitative analysis of call spectrograms. For that purpose, spectrograms of all the calls were obtained with RAVEN PRO (256-points FFT, 90% overlap, Hamm window, 800 Hz high-pass filtered) and a visual analysis of their spectrographic structure was performed. Following the procedure described by Cortopassi & Bradbury (2006), all the calls from a particular subject/stage were sorted into discrete variant classes based in gross similitude in their frequency modulation patterns. Then, the relative abundance of each variant in its corresponding repertoire was calculated and variants emitted in a proportion higher than 5% were considered dominant call variants. Finally, a qualitative comparison of the overall spectrographic structure of dominant variant types across development (for each individual) and among individuals (for social mates reared in the same experimental chamber) was performed.

#### Ethical Statement

All the procedures employed in this study were approved by the Ethics Committee of the University of Chile and comply with general regulations for animal care and conservation in Chile. As this study was based in non-invasive behavioral experiments with pet animals, a special permit from the governmental Livestock and Agriculture Service (SAG) was not required.

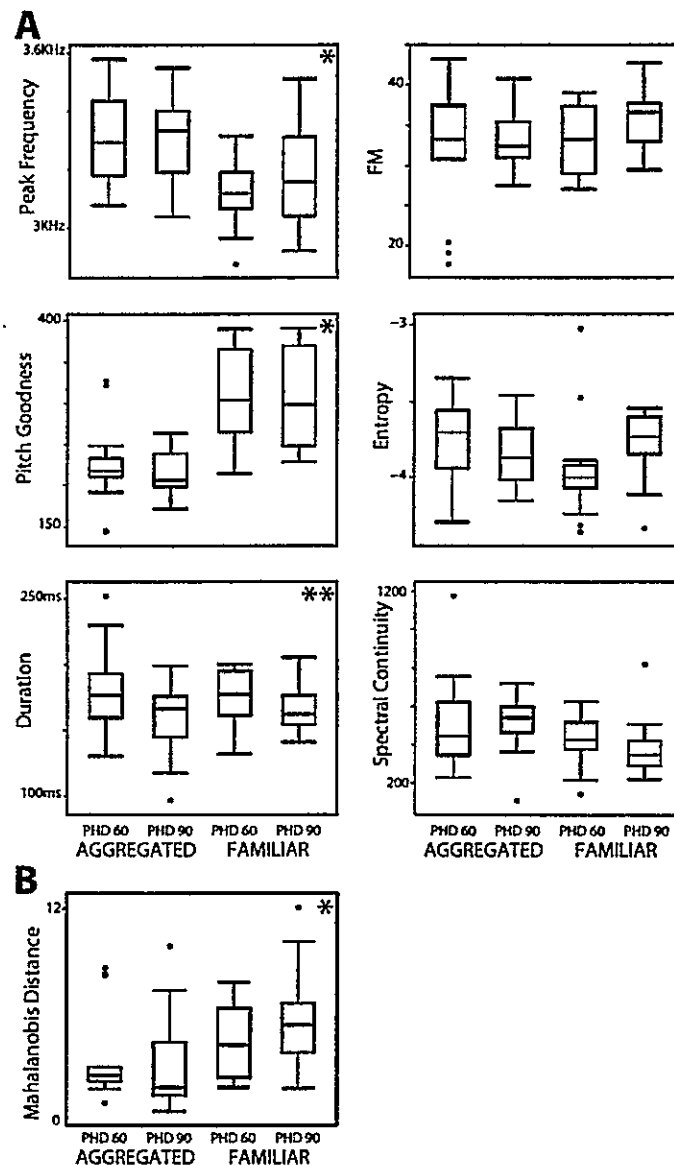
### 3.3 RESULTS

A total of 2970 contact calls were analyzed for the 27 experimental birds (mean of 55 calls per subject in each stage, min=16, max=60). Table 3.1 presents information about sex, family, social condition, and number of calls analyzed in each stage for all the subjects studied. Results of the analysis based in LMM-LRT are summarized in Table 3.2. Sex was a significant factor only for pitch goodness (Table 3.2,  $df=1$ ,  $\chi^2=4.908$ ,  $P<0.05$ ) and Mahalanobis distance (Table 3.2,  $df=1$ ,  $\chi^2=7.957$ ,  $P<0.01$ ), and thus it was incorporated in models only for these variables. Both pitch goodness and peak frequency showed significant differences between social conditions, but not between developmental stages (Table 3.2, effect of social condition on pitch goodness:  $df=1$ ,  $\chi^2=11.406$ ,  $P<0.001$ ; effect on peak frequency:  $df=1$ ,  $\chi^2=8.880$ ,  $P<0.01$ ), contact calls of individuals reared in familiar contexts showing higher pitch goodness and lower peak frequencies relative to calls of individuals reared in an aggregated conditions (Figure 3.1A, LMM estimated effect size for pitch goodness = 82.7; for peak frequency = 171.5Hz). Conversely, call duration showed significant differences between developmental stages, but not between social conditions (Table 3.2, effect of developmental stage:  $df=1$ ,  $\chi^2=5.081$ ,  $P<0.05$ ), calls of individuals recorded in PHD 60 presenting longer duration relative to those recorded in PHD 90 (Figure 3.1A, LMM estimated effect size = 14.2ms). FM, wiener entropy and spectral continuity did not present significant differences between social conditions or between developmental stages (Table 3.2 and Figure 3.1A). The LMM-LRT analysis run on Mahalanobis distances from each vocalization to its corresponding centroid indicated that intra-individual acoustic dispersion was different for birds reared in contrasting social

conditions, but not between developmental stages (Table 3.2, effect of social condition:  $df=1$ ,  $\chi^2=4.052$ ,  $P<0.05$ ). Calls of individuals reared in familiar contexts presented larger dispersion relative to those of individuals reared in aggregated conditions (Figure 3.1B, LMM estimated effect size = 1.3).

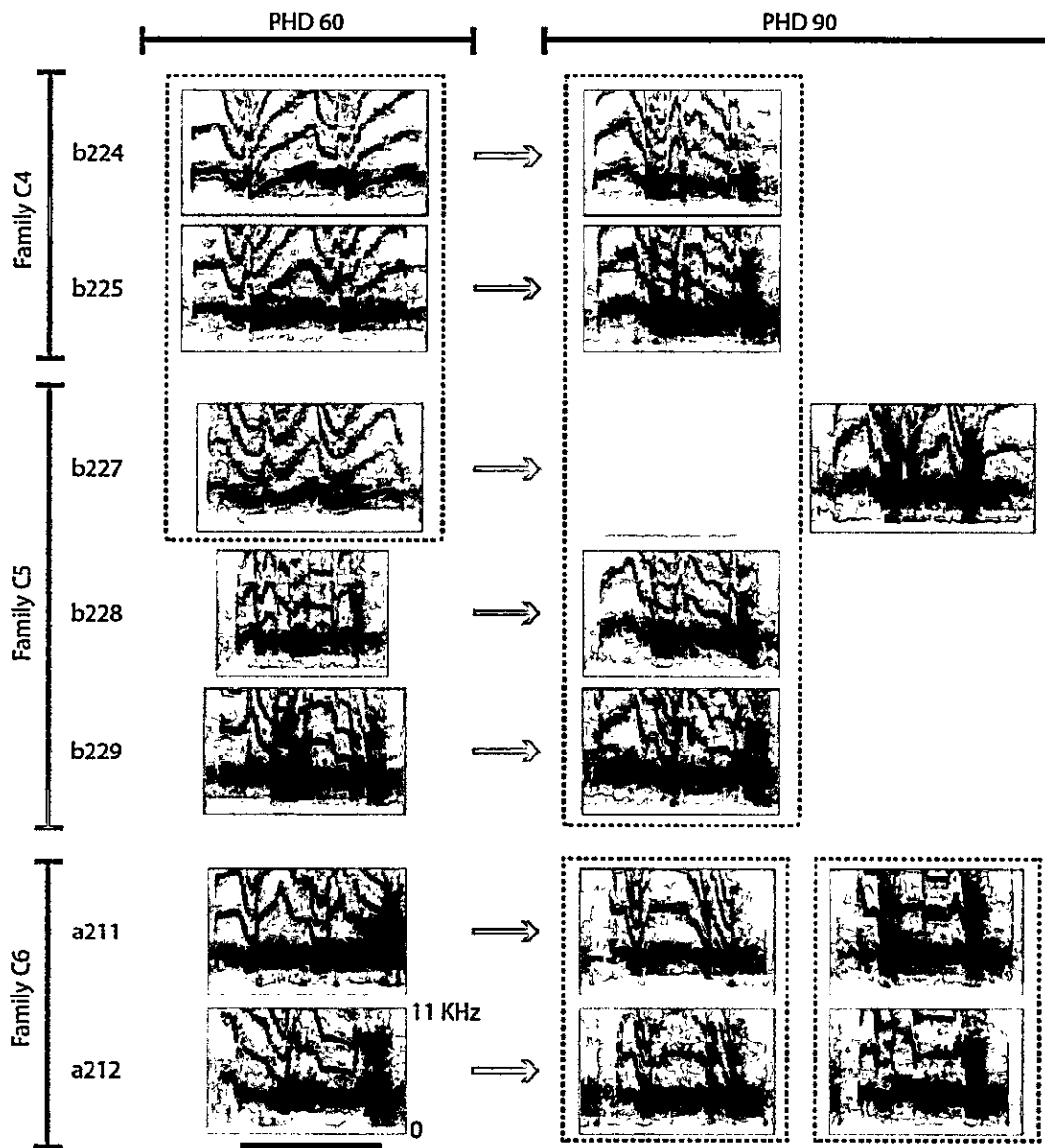
**TABLE 3.2** Results of LRT on sequential LMMs fitted on acoustic features and Mahalanobis distances. For each dependent variable, consecutive models differing in the inclusion of one fixed effect were tested. If the inclusion of an effect gave a significant LRT, that effect was included in the subsequent models. In addition to the effects shown (sequentially tested effects), models included a general intercept and the random nested effects of stages in individuals in families. (DF) degrees of freedom of the fitted model; (AICc) corrected Akaike information criterion; ( $\chi^2$ ) observed value for the LRT.

Dependent Variable	Fixed Effects Included in Models				Model Parameters & Likelihood Ratio Test				
	Sex	Dev. Stage	Social Condition	Stage : Condition	DF	AICc	$\chi^2$ (df)	P	Signif.
Pitch Goodness	-	-	-	-	10	29069			
	X	-	-	-	11	29067	4.908 (1)	0.0267	<0.05
	X	X	-	-	12	29068	0.109 (1)	0.7410	
	X	-	X	-	12	29057	11.406 (1)	0.0007	<0.001
	X	X	X	-	13	29059	0.106 (1)	0.7445	
Peak Frequency	X	X	X	X	14	29061	0.187 (2)	0.9108	
	-	-	-	-	10	40153			
	X	-	-	-	11	40153	2.138 (1)	0.1437	
	-	X	-	-	11	40155	0.486 (1)	0.4857	
	-	-	X	-	11	40146	8.880 (1)	0.0029	<0.01
Duration	-	X	X	-	12	40149	0.000 (1)	1.0000	
	-	X	X	X	13	40149	1.398 (2)	0.4972	
	-	-	-	-	10	25833			
	X	-	-	-	11	25833	1.816 (1)	0.1778	
	-	X	-	-	11	25830	5.081 (1)	0.0242	<0.05
FM	-	X	X	-	12	25832	0.115 (1)	0.7347	
	-	X	X	X	13	25832	1.816 (2)	0.4033	
	-	-	-	-	10	15214			
	X	-	-	-	11	15214	1.796 (1)	0.1802	
	-	X	-	-	11	15214	1.443 (1)	0.2296	
Entropy	-	-	X	-	11	15214	1.224 (1)	0.2686	
	-	X	X	-	12	15215	2.651 (1)	0.2657	
	-	X	X	X	13	15217	2.917 (2)	0.4046	
	-	-	-	-	10	813.58			
	X	-	-	-	11	812.86	2.718 (1)	0.0992	
Spectral Continuity	-	X	-	-	11	815.44	0.134 (1)	0.7145	
	-	-	X	-	11	815.2	0.382 (1)	0.5364	
	-	X	X	-	12	817.07	0.504 (2)	0.7773	
	-	X	X	X	13	815.13	4.445 (3)	0.2172	
	-	-	-	-	10	39231			
Mahalanobis Distance	X	-	-	-	11	39232	0.682 (1)	0.4091	
	-	X	-	-	11	39233	0.082 (1)	0.7752	
	-	-	X	-	11	39230	2.955 (1)	0.0856	
	-	X	X	-	12	39232	3.075 (2)	0.2149	
	-	X	X	X	13	39234	3.129 (3)	0.3722	
Mahalanobis Distance	-	-	-	-	10	18638			
	X	-	-	-	11	18632	7.957 (1)	0.0048	<0.01
	X	X	-	-	12	18634	0.326 (1)	0.5683	
	X	-	X	-	12	18630	4.052 (1)	0.0441	<0.05
	X	X	X	-	13	18631	1.080 (1)	0.2987	
	X	X	X	X	14	18631	2.829 (2)	0.2431	



**FIGURE 3.1** Box plots of individual averages of the 6 acoustic features studied (A) and Mahalanobis distances from each vocalization to its corresponding repertoire centroid (B). The nested random effect of stages in individuals in families is not incorporated in these graphs, but LMMs used to test for statistical effects of social condition (Aggregated vs Solitary) and developmental stage (PHD 60 vs PHD 90) included that effect. Box Plots indicate medians, Q<sub>1</sub> and Q<sub>3</sub>. Whiskers indicate ranges excluding outliers. When occurring, outliers are depicted as individual points. (\*) indicate a significant effect of social condition and (\*\*) a significant effect of developmental stage for the corresponding feature (see table 3.2 for details). Pitch goodness, FM, entropy, spectral continuity, and Mahalanobis distance are dimensionless

Visual classification based in spectrographic structure of calls showed that every subject had 1 to 3 dominant contact call variant in each developmental stage. Considered together, dominant variants represented in average a 97.8% of the calls of each repertoire (med:100%, min:76.7%, max:100%). The number of dominant variants was fairly similar for birds reared in contrasting social conditions and for males and females. The only trend detected in general was that birds showed less dominant variants in PHD 60 (mean: 1.3, med:1, min:1, max:2) than in PHD 90 (mean: 1.7, med:2, min:1, max:3), a tendency that was confirmed by a one-tailed Wilcoxon paired sum rank test ( $N=27$ ,  $V=16.5$ ,  $P<0.01$ ). However, as our experimental design hinders a simple statistical approach (mix of fixed and nested random effects), this result has to be taken with caution. Finally, the qualitative analysis of the overall spectrographic structure of dominant call types suggested that changes in contact call structure during juvenile life go far beyond the differences in mean acoustic features revealed by the LMM-LRT analysis. In particular, dominant call variants of every single bird comprised in this study differed qualitatively in frequency modulation patterns between PHD 60 and PHD 90. In addition, visual comparison of dominant variants of different individuals suggests that social companions had common call variants in the 2 developmental stages studied. This was clear among sibling reared in familiar conditions, but also among juveniles from different families (non siblings) in the aggregated conditions. Figures 3.2 and 3.3 show representative spectrograms of the dominant contact call variants of subjects reared in aggregated and solitary social conditions, respectively, presenting examples of both intra-individual change across development and inter-individual similarities between social companions.



**FIGURE 3.2** Representative spectrograms of the dominant contact call variants of subjects reared in a replicate of the aggregated social condition. Each row presents calls of one subject at the two developmental stages recorded. Siblings are presented in adjacent rows as indicated by family labels. Note that the overall spectrographic motifs of call variants of each subject change between PHD 60 and PHD 90 (intra-individual developmental change) and that different social companions recorded at the same stages present shared call variants (inter-individual convergence, visually classified shared variants are aligned and indicated by dotted frames). Two dominant calls variants were detected in vocal samples of a211 and a212 recorded in PHD 90. Black bar indicates 100 ms.



### 3.4 DISCUSSION

Previous studies of vocal plasticity in juvenile parrots have been mostly focused on development of the first contact calls, and have provided contrasting evidences for different species. Some of these studies have supported social learning of the first contact vocalizations (Berg et al. 2012), whilst others have disregarded the imitation of parental call motifs (Brittan-Powell et al. 1997). To gain a deeper understanding of parrot vocal development, the main objective of this study was to evaluate the extent of plasticity in contact calls of budgerigars throughout juvenile life. We found that contact calls of young birds reared in different socio-acoustical conditions differed in peak frequency, pitch goodness and level of intra-individual variability, and that call duration decreased with juvenile development. Additionally, we observed that the detailed spectro-temporal structure of calls was modified during development and that this modification apparently involved vocal convergence among social companions. Together, these results represent clear evidences of social plasticity of contact calls throughout parrot juvenile life, not restricted to *learned acquisition* of call motifs but also in the form of *social modification* of mean acoustic features and intra-individual vocal variability (*sensu* Boughman & Moss 2003).

The functional interpretation of the differences found in acoustic features between experimental conditions is not straightforward. Pitch goodness is a dimensionless measure of the harmonic pitch periodicity of an acoustic signal, which yields high values for periodic sounds rich in harmonics and low values for noisy or periodic sounds having a weak harmonic structure (Tchernichovski 2011). Thus, it is not obvious why birds living with more social companions (aggregated condition) emit calls

with lower pitch goodness relative to those living only with their family (solitary condition). However, our visual inspection of call spectrograms confirmed that all birds emitted calls having a basic harmonic structure, and that calls of birds in the aggregated treatment normally showed a “cleaner” harmonic structure (figures 3.2 and 3.3), with less sub-harmonics and wider separation between consecutive harmonics (probably associated with higher fundamental frequencies). This suggests that the lower pitch goodness of calls of birds in the aggregated condition is because of their “cleaner” harmonic structure (and not for been acoustically noisier), a tendency that could be related to the use of communicative signals in an acoustically cluttered and noisier environment (Bee & Micheyl 2008). This interpretation is consistent with the observation that birds in the aggregated condition also showed calls with higher peak frequencies, since shifts to higher frequencies in response to noisy environments has been shown to occur in vocal signals of some birds, frogs and mammals (Lesage et al. 1999; Feng et al. 2006; Slabbekoorn & der Boer-Visser 2006; Leonard & Horn 2008). However, body weight of our experimental subjects was not measured and therefore we don't know whether differences in frequency were correlated with possible differences in weight resulting from the contrasting densities of birds in both conditions. Finally, the decrease in call duration observed in both social conditions between PHD 60 and PHD 90 could be interpreted in terms of the dynamics of vocal production. As stated by Berg et al. (2013), the shift from long-duration begging calls to short-duration contact calls in green-rumped parrotlets is constrained by the wing motor dynamics involved in flight. A similar process could occur during juvenile life as birds improve their flying skills and speed up their wing movements, decreasing the duration of their calls as a by-product of

this motor process.

Another interesting result is that birds reared in contrasting socio-acoustical conditions also presented different levels of intraindividual call variability. A relationship between social and vocal complexity has been proposed for a variety of social animals, with more social species normally presenting richer vocal repertoires than less social ones (Blumstein & Armitage 1997; Wilkinson 2003; Krams et al. 2012; Freeberg et al. 2012). Additionally, the ability to produce subtle modifications of dominant or stereotypical call variants has been suggested to be important to manage complex social interactions in some socially fluid species, such as bottle-nose dolphins (Janik 2000) and parrots of the genus *Aratinga* (Vehrencamp et al. 2003; Balsby & Bradbury 2009). Thus, the lower variability of contact calls of juvenile budgerigars from the aggregated social condition relative to the solitary condition is somewhat paradoxical. However, this pattern could be functionally related to the need of more reliable signals in socio-acoustically rich relative to simple conditions (Tibbetts & Dale 2007; Steiger & Müller 2008). This result does not necessarily imply that budgerigars living with more social companions are unable to produce call variations, but only that in the stable settings in which they were recorded they tended to emit more stereotyped calls than those emitted by birds from the solitary condition. If true, this should be comparable to the contrasting levels of variability reported for whistles of bottle-nose dolphins recorded in different social conditions by diverse studies (see i.e. McCowan & Reiss 2001; Watwood et al. 2005; Sayigh et al. 2007).

Finally, the qualitative analysis of call spectrograms indicates that beyond changes in mean acoustic features, the spectrographic structure of contact calls is

modified throughout juvenile development. In addition, the observation of convergent call variants shared both by siblings and by non sibling social companions (see the variants shared by b224, b225 & b227 in PHD 60 and by b224, b225, b228 & b229 in PHD 90 in Fig. 3.2) strongly suggest the occurrence of social learning of call motifs during this period. Call convergence mediated by learning has been shown to occur in several mammals (Boughman 1998; Snowdon & Elowson 1999; Marshall et al. 1999; Deecke et al. 2000; Poole et al. 2005; Janik & Sayigh 2013) and birds (Nowicki 1989; Brown & Farabaugh 1997), including budgerigars (Farabaugh et al. 1994; Hile & Striedter, 2000) and other parrot species (Balsby et al. 2012). However, former studies in call learning have been mainly focused in adulthood, and as stated by Tyack (2008) "*one of the puzzles of vocal learning is why some animal species that are capable of vocal convergence as adults show so little evidence for vocal learning in development*". By showing that social experience has diverse influences on budgerigars contact call development during juvenile life and also during the nestling phase of development (see the previous chapter) this work stress the importance of social learning during parrots early vocal development. We believe that parrots offer a unique opportunity to study the continuity and diversification of social influences on acoustic communication across ontogeny in highly social and vocally complex animals.

## Capítulo 4

### DISCUSIÓN GENERAL

Los Psittaciformes son un grupo de aves caracterizado por la complejidad de sus conductas sociales y de su comunicación acústica. El propósito de esta tesis fue contribuir al entendimiento del desarrollo temprano de la comunicación acústica en este grupo. Utilizando catitas australianas (*Melopsittacus undulatus*) como modelo de estudio, obtuve una visión integrada de algunos de los procesos que ocurren durante el desarrollo socio-vocal temprano en esta especie, desde poco después de la eclosión hasta antes de la maduración sexual. Adicionalmente, evalué el rol de la experiencia social y acústica de los individuos sobre la ocurrencia de algunos de estos procesos. El presente capítulo expone de manera organizada los principales resultados de este trabajo, propone algunas consideraciones generales sobre el desarrollo de la comunicación acústica en contextos sociales y presenta las conclusiones finales de esta tesis.



#### 4.1 SÍNTESIS DE RESULTADOS

##### Desarrollo de la Conducta Vocal Dentro del Nido

Mediante experimentos de estimulación acústica y análisis acústico de las vocalizaciones de pichones en 4 etapas sucesivas de su desarrollo temprano (dentro del nido: 7, 14 y 28 días post-eclosión (DPE); fuera del nido: 42 DPE), pude observar cómo una serie de atributos de la conducta vocal cambian a través del desarrollo (capítulo 2, figuras 2.2 y 2.3). A los 7 DPE, las llamadas de los pichones se caracterizan por ser altamente variables en su estructura y por ser emitidas de manera espontánea, sin ser evocadas por estimulación acústica. Desde los 14 DPE en adelante las llamadas dejan de ser emitidas de manera espontánea. En esta etapa los pichones vocalizan solamente cuando son estimulados con llamadas de otros individuos, aún cuando no hay una relación temporal fija entre estímulos y respuestas y las tasas de emisión de las respuestas evocadas por distintos tipos de llamadas de contacto son similares. A los 28 DPE es posible observar respuestas selectivas por parte de los pichones, caracterizadas por una mayor tasa de emisión frente a estímulos parentales que frente a estímulos no parentales. Además, en esta etapa las llamadas son emitidas con latencias cortas y relativamente fijas. A los 42 DPE los pichones ya han salido del nido y su conducta vocal conserva los atributos contextuales observados a los 28 DPE (responsividad, selectividad y latencia característica). No obstante, la variabilidad individual de las llamadas disminuye considerablemente, emitiendo cada individuo llamadas estereotipadas y con la estructura acústica característica de las llamadas de contacto de los adultos (capítulo 2, figura 2.4).

Para evaluar la importancia de la experiencia socio-acústica sobre los cambios en

la conducta vocal observados a través del desarrollo normal, manipulé experimentalmente las condiciones socio-acústicas de desarrollo de algunos pichones y estudié su efecto sobre las transiciones observadas en los pichones normales. A los 28 DPE, pichones criados en aislamiento social no muestran selectividad ni latencias características en sus respuestas vocales, mientras que pichones criados por padres adoptivos si desarrollan respuestas selectivas con latencias características en esta etapa, aunque la selectividad se expresa en una mayor tasa de respuestas frente a los llamados de los padres adoptivos y no frente a los de los padres biológicos (capítulo 2, figura 2.3). Esto indica que el desarrollo de la selectividad vocal y la correspondencia temporal entre estímulos y respuestas depende de la mantención de interacciones normales con los padres dentro del nido. Por su parte, la estructura acústica general y el nivel de variabilidad individual de los primeros llamados de contacto emitidos por los individuos socialmente aislados al dejar el nido no difieren significativamente de los llamados de individuos criados en condiciones normales o por padres adoptivos (capítulo 2, figura 2.4). Además, las primeras llamadas de contacto emitidas por los volantones al dejar el nido no muestran evidencias claras de ser aprendidas de un modelo social, pareciendo ser acústicamente derivadas de sus propias vocalizaciones de etapas anteriores (capítulo 2, figura 2.5).

#### Plasticidad Vocal de las Llamadas de Contacto Durante la Vida Juvenil

Los individuos mantenidos en una condición social normal después de salir del nido, habiendo sido criados por padres biológicos o adoptivos, muestran una transformación de sus llamadas de contacto durante su desarrollo ontogenético juvenil, mientras que

individuos mantenidos en aislamiento social muestran un desarrollo anormal de sus llamadas de contacto (capítulo 2, figura 2.6). Esto sugiere que durante la vida juvenil el contexto socio-acústico es relevante para la transformación de los motivos de las llamadas de contacto. Para explorar más a fondo este fenómeno analicé las llamadas de contacto de juveniles criados en contextos socio-acústicos contrastantes, constatando que tanto la estructura acústica como el nivel de variabilidad individual de las llamadas de contacto dependen del ambiente socio-acústico en el cual los individuos se desarrollan (capítulo 3, figura 3.1 y tabla 3.2). Juveniles criados en contextos agregados (con sus padres, hermanos y otros conespecíficos, en grupos de 13-16 individuos) desarrollan llamadas con mayor frecuencia dominante, estructura armónica más limpia y menor variabilidad individual que las desarrolladas por juveniles criados en contextos puramente familiares (solo con sus padres y hermanos, grupos de 4-5 individuos). Además, en ambas condiciones de crianza la duración y el patrón espectrográfico de las llamadas de cada individuo cambia desde los 2 a los 3 meses de vida, y el análisis cualitativo de los patrones espectrográficos indica que dicho cambio involucra procesos de convergencia vocal entre los individuos que viven juntos (capítulo 3, figuras 3.2 y 3.3).



## 4.2 CONSIDERACIONES GENERALES

### Desarrollo de los Aspectos Contextuales y Estructurales de la Comunicación Acústica

La comunicación acústica en los vertebrados ha sido intensamente estudiada en las últimas décadas (Bradbury y Vehrencamp 1998; Owings y Morton 1998; McGregor 2005). La mayor parte de estas investigaciones se han enfocado en aspectos ecológicos o evolutivos (e.g. Kroodsma y Miller 1996; Hauser 1996; Oller y Griebel 2004). Comparativamente, el desarrollo ontogenético o los mecanismos “proximales” de la comunicación han sido menos atendidos. Sin embargo, la importancia de su estudio para la comprensión integral de la complejidad comunicativa de los vertebrados ha sido crecientemente reconocida (Snowdon y Hausberger 1997; Hollen y Radford 2009; Freeberg y col. 2012; Barrett y col. 2013). Por otra parte, la idea de que las señales (aisladas de su contexto comunicativo) no pueden ser el único foco de los estudios sobre comunicación ha llevado a la distinción entre los *atributos estructurales* (relacionados con la estructura de las señales) y los *atributos contextuales* (relacionados con los contextos de uso y la respuestas evocadas por las señales) de la comunicación (*sensu* Janik y Slater 2000). Tanto el reconocimiento de estos atributos, como las relaciones entre ellos, han recibido especial atención en los últimos años (Seyfarth y Cheney 2010; Hollen y Radford 2009).

En una de las principales revisiones generales sobre el rol del aprendizaje social en la comunicación acústica de los vertebrados, Janik y Slater (2000) han distinguido dos formas principales de aprendizaje social: *aprendizaje contextual* (el cual afecta los atributos contextuales de la comunicación acústica) y *aprendizaje vocal* (el cual afecta los atributos estructurales o motivos acústicos de las señales). En este trabajo, los autores

han sugerido que estas dos formas de aprendizaje podrían compartir algunos mecanismos neurales y senso-motores, proponiendo que las formas más simples de aprendizaje vocal (aquellas que afectan la duración o amplitud de las vocalizaciones) reclutan algunos de los mismos mecanismos que subyacen al aprendizaje contextual (e.g. aquellos que controlan la ventilación y fonación). Siguiendo esta argumentación, los autores han destacado la necesidad de nuevos estudios que detecten cómo las distintas formas de aprendizaje social se integran durante el desarrollo ontogenético o entre los distintos ámbitos de la comunicación acústica de una misma especie (Janik y Slater 2000). En esta misma línea, Hollen y Radford (2009) han presentado una de las pocas revisiones comparativas sobre el desarrollo comunicativo de aves y mamíferos, enfocados específicamente en la comunicación de alarma. En este trabajo los autores han propuesto que en general, los atributos contextuales de la comunicación de alarma son más afectados por aprendizaje social (aprendizaje contextual) que las llamadas mismas. La estructura acústica de las llamadas de alarma, por su parte, experimenta pocos cambios durante la ontogenia. Además, cuando ocurren, estos cambios son más influenciados por la maduración de las estructuras motoras y neurales involucradas en su producción que por procesos de aprendizaje vocal (Hollen y Radford 2009).

El patrón propuesto por Hollen y Radford (2009) es consistente con el hecho de que entre los vertebrados, el aprendizaje vocal ha sido claramente demostrado sólo en unos pocos grupos de mamíferos y aves (Brainard y fitch 2014; Tyack 2008; Snowdon y Hausberger 1997), y su influencia parece estar restringida a las vocalizaciones involucradas en las interacciones reproductivas (e.g. canto de los pájaros cantores) o en la integración social en ámbitos afiliativos (e.g. llamadas de contacto de los cetáceos).

Dentro de estos grupos, los procesos de aprendizaje durante el desarrollo temprano de la comunicación han sido extensamente estudiados sólo en los pájaros cantores (para una revisión detallada, véase Marler y Slabbekoorn 2004; Catchpole y Slater 2008). Con pocas excepciones (e.g. murciélagos: Esser 1994; Knornschild y col. 2012; delfines: McCowan y Reiss 1995; Fripp y col. 2005; loros: Brittan-Powell y col. 1997; Berg y col. 2012) el desarrollo temprano de la comunicación acústica en otros grupos que presentan aprendizaje vocal ha recibido limitada atención, dando sustento a la noción (no necesariamente cierta) de que el aprendizaje vocal en estos grupos se concentra en los estadios adultos (Tyack 2008). En parte, esto se debe a las restricciones metodológicas que afectan al estudio del desarrollo temprano en los mamíferos. Un hecho muy destacable es que las vocalizaciones sujetas a aprendizaje vocal en la mayoría de estos grupos median interacciones afiliativas en diversos contextos sociales (Janik 2014; Wilkinson 2003; Bradbury 2003), lo cual contrasta fuertemente con el canto aprendido de los pájaros cantores, que es normalmente emitido solo por los machos y está típicamente restringido a las interacciones reproductivas. Por este motivo, se ha reconocido que entender los mecanismos involucrados en el desarrollo temprano de la comunicación en estos otros grupos es importante para avanzar en la comprensión integral de la comunicación acústica en contextos sociales complejos (Boughman y Moss 2003; Tyack 2008), y de la relación entre complejidad social y comunicativa observada en diversos grupos de vertebrados (Freeberg y col. 2012).

#### El Desarrollo Comunicativo Temprano de los Loros en un Contexto Comparado

Los resultados obtenidos en esta tesis sugieren un patrón de desarrollo que resulta

bastante interesante en el marco comparativo presentado anteriormente. La condición inicial en el desarrollo comunicativo de las catitas (7 DPE) se caracteriza por vocalizaciones estructuralmente variables emitidas en contextos relativamente indiferenciados. Los atributos contextuales que caracterizan la conducta vocal de contacto de los loros adultos (responsividad, selectividad y latencias características) se diferencian durante las siguientes etapas del desarrollo de los pichones (14-28 DPE), alcanzando una condición "madura" cuando los pichones todavía se encuentran emitiendo llamados de solicitud de alimento en las interacciones con sus padres dentro del nido. Aún cuando algunos atributos estructurales de las llamadas experimentan una transformación sostenida durante estas etapas, la variabilidad acústica de las señales se conserva alta en este período. El desarrollo de un control motor fino sobre la estructura de las señales y la aparición de la estructura acústica característica de las llamadas de contacto (señales estereotipadas con motivos espectrográficos individualmente específicos) ocurre solo después que los atributos contextuales de la comunicación de contacto se han desarrollado y los pichones ya han salido del nido (42 DPE). Por lo tanto, durante el desarrollo temprano de la comunicación acústica de las catitas los atributos contextuales de la comunicación se diferencian antes que los atributos estructurales de las señales. Esta secuencia también es constatada al estudiar la influencia de la experiencia social sobre el desarrollo, ya que el aprendizaje social afecta los atributos contextuales de la comunicación antes de influir claramente sobre la estructura acústica de las señales. Además, la diferenciación secuencial e integrada de los distintos atributos de la comunicación acústica durante el desarrollo temprano de las catitas da soporte experimental a la propuesta de que la transición desde la conducta

socio-vocal de los pichones a la de los juveniles es un proceso continuo en esta especie (Brittan Powell y col. 1997).

El patrón de desarrollo revelado en esta tesis para la comunicación acústica involucrada en las interacciones afiliativas de las catitas, muestra exactamente el tipo de relaciones ontogenéticas sugeridas por Janik y Slater (2000). En concordancia con lo que Hollen y Radford (2009) han propuesto para el desarrollo de la comunicación de alarma en los vertebrados, durante el desarrollo temprano de las catitas el aprendizaje social influye más claramente sobre los atributos contextuales de la comunicación que sobre la estructura acústica de las señales. Sin embargo, en el caso de las catitas el aprendizaje vocal también comienza a ocurrir más tarde en el desarrollo (durante la juventud), tanto en la forma de *modificación o plasticidad social* de algunos atributos de las llamadas, como en la forma de *adquisición o convergencia social* de los motivos acústicos de las mismas (*sensu* Boughman y Moss 2003). Además, ambas formas de aprendizaje social (contextual y vocal) se mantienen durante la vida adulta, lo cual representa uno de los aspectos más destacables de las complejas conductas vocales de los loros (Pepperberg 2002; Bradbury 2003; Hobson y col. 2014).

#### Comparación con los Pájaros Cantores

Aún cuando la mayor parte de la investigación sobre aprendizaje social en la comunicación acústica de las aves se ha concentrado en el aprendizaje del canto, existen estudios que también han revelado la importancia del aprendizaje social en la comunicación de contacto de algunas especies (Nowicki 1989; Brown y Farabaugh 1997; Vicario y col. 2002; Price 1998; Sewall 2009). Los casos más interesantes en el

marco de esta tesis son los de los piquituertos (*Loxia curvirostra*) y los carboneros (*Poecile atricapillus*). En el primer caso, se ha demostrado que el establecimiento de interacciones afiliativas nuevas entre individuos adultos modifica tanto la estructura acústica de las llamadas de contacto (mediante aprendizaje vocal, véase Sewall 2009), como la selectividad de las respuestas frente a las mismas (mediante aprendizaje contextual, véase Sewall y Hahn 2009). En el segundo caso, se ha evidenciado que la convergencia acústica que ocurre entre las llamadas de contacto de los adultos al formar parte de una misma bandada involucra aprendizaje vocal (Nowicki 1989; Hughes y col. 1998). Además, los adultos de esta especie exhiben varios tipos de llamadas de contacto y al menos para uno de estos tipos se ha demostrado la ocurrencia de aprendizaje vocal durante las etapas tempranas del desarrollo (Guillete y col. 2011), mientras que para otro se ha evidenciado que su desarrollo ocurre a partir de las llamadas de solicitud de alimento de los pichones (Clemmons y Howitz 1990), sugiriendo la idea de *continuidad* en el desarrollo de la comunicación de contacto de los carboneros. Los resultados en estas 2 especie sugieren ciertas similitudes con el desarrollo de la comunicación de contacto de las catitas. Sin embargo, la importancia de distintas formas de aprendizaje social durante las etapas tempranas del desarrollo (y la relación temporal entre éstas) no han sido mayormente estudiadas en estos casos, dificultando el establecimiento de comparaciones más elaboradas.

#### Comparación con Mamíferos

La comparación del desarrollo temprano de la comunicación de contacto de las catitas con las evidencias sobre aprendizaje social durante el desarrollo de la comunicación de

contacto en algunos mamíferos con sistemas sociales complejos también resulta interesante. En el caso de los primates no humanos existen evidencias sobre distintas formas de aprendizaje contextual durante su desarrollo comunicativo. Sin embargo, el aprendizaje vocal en este grupo parece ser un fenómeno bastante elusivo (Snowdon 2009; Hammerschmidt y Fisher 2008). Aún cuando existen evidencias parciales sobre convergencia vocal en las llamadas de contacto de algunas especies (e.g. Snowdon y Elowson 1999; Marshall y col. 1999; Egnor y Hauser 2004), éstas son limitadas y en general provienen de estudios con individuos adultos. En el caso de los murciélagos, existen evidencias que indican que el aprendizaje vocal es importante para el desarrollo de distintos tipos de vocalizaciones en varias especies (Esser 1994; Boughman 1998; Wilkinson 2003; Knornschild 2014). Interesantemente, en *Sarcopteryx bilineata* se ha demostrado que el aprendizaje vocal es importante en el desarrollo de las llamadas de contacto de los juveniles (Knornschild y col. 2012) y de los cantos territoriales de los adultos (Knornschild y col. 2010). Además, las llamadas de contacto de los juveniles se desarrollan a partir de las llamadas de solicitud de alimento de las crías y la experiencia social parece influir de distintas formas durante este proceso (Knornschild y col. 2006). Esto sugiere algunas similitudes con el desarrollo temprano de la comunicación de contacto de las catitas. Sin embargo, aún no es claro como el aprendizaje vocal se integra con otras formas de aprendizaje contextual durante el desarrollo en los murciélagos, ni si los procesos de aprendizaje vocal observados en los distintos ámbitos de la comunicación acústica se relacionan de alguna manera.

Los sistemas sociales y la comunicación acústica de los cetáceos han sido intensamente estudiados en las últimas décadas, lo cual ha generado buenas evidencias

sobre la importancia del aprendizaje social en diversos aspectos de sus conductas sociales y de su comunicación (Krützen y col. 2005; Kuczaj y col. 2012; Cantor y Whitehead 2013; Janik 2014). Por este motivo, la comparación entre los loros y los cetáceos es especialmente interesante en el contexto de esta tesis. Actualmente se sabe que el aprendizaje vocal es importante durante el establecimiento de asociaciones afiliativas estables (Watwood y col. 2004; Ridway y col. 2012; King y col. 2013; Crance y col. 2014) o para la mantención de “clanes” o “dialectos” vocales (Deecke y col. 2000; Rendell y Whitehead 2003; Garland y col. 2011) en las llamadas de contacto de varias especies de cetáceos. Además, en el caso de los delfines nariz de botella (*Tursiops truncatus*), el estudio de las vocalizaciones de crías y juveniles ha evidenciado que durante el desarrollo temprano de los “silbidos” ocurre tanto aprendizaje vocal como contextual (McCowan y Reiss 1995, Fripp et al. 2005). Sin embargo, la relación entre ambas formas de aprendizaje no ha sido explorada aún en esta especie. Los “silbidos” de los delfines son señales afiliativas o de contacto (Smolker y col. 1993; Janik y Slater 1998; Smolker y Pepper 1999), cuyas similitudes estructurales y funcionales con las llamadas de contacto de los loros han sido destacadas por varios autores (Bradbury 2003; Tyack 2003; Vehrencamp y col. 2003). Estas evidencias sugieren una interesante similitud entre el desarrollo temprano de la comunicación de contacto de delfines y loros. Esto es destacable, dadas las similitudes en otros rasgos conductuales (sistemas sociales “fluidos” a nivel poblacional, asociaciones afiliativas estables a nivel individual, complejidad cognitiva general) y de historia de vida (altricialidad, longevidad) entre ambos grupos (Hobson y col. 2014). Estos notables paralelismos sugieren que algunos de los mecanismos involucrados en el desarrollo socio-comunicativo también podrían



ser compartidos en estos grupos. Esto es significativo, ya que los loros ofrecen la posibilidad de estudiar las fases iniciales de desarrollo a un nivel de detalle que es difícil de lograr en los mamíferos en general.

La gran complejidad de la conducta social y comunicativa humana, aparentemente sin correspondencia en el resto de los vertebrados, han dificultado el establecimiento de paralelos entre el lenguaje humano y la comunicación acústica del resto de los animales (Brainard y Fitch 2014). Lo restringido del aprendizaje vocal en los primates y en los mamíferos en general, han contribuido a hacer aún más difícil esta comparación, ya que los procesos de aprendizaje social en general (contextual y vocal) son esenciales para el desarrollo de la complejidad característica del lenguaje humano (Hauser y col. 2002; Tomasello 2005). En estas circunstancias, las evidencias sobre el aprendizaje del canto y la posibilidad de estudiar los estadios tempranos del desarrollo en los pájaros cantores han hecho de este grupo el modelo “predilecto” para comparaciones con el aprendizaje vocal en humanos. Sin embargo, como la función social del canto y la plasticidad vocal adulta de los pájaros cantores son más bien restringidas, las comparaciones con el aprendizaje vocal en humanos han estado fuertemente limitadas a los mecanismos senso-motores del aprendizaje, producción y percepción de las señales acústicas (Doupe y Kuhl 1999; Bolhuis y col. 2010). Debido a esta limitación los aspectos sociales de la comunicación acústica humana han sido muy poco atendidos desde un punto de vista comparativo. En este contexto, el establecimiento de algunas similitudes entre el desarrollo temprano de la comunicación de contacto de las catitas y de la comunicación acústica humana puede resultar interesante.

La continuidad estructural entre las llamadas de solicitud de alimento de los pichones y las primeras llamadas de contacto de las catitas (Brittan Powell y col. 1997) ha sido comparada con la continuidad estructural entre el balbuceo repetitivo y las primeras palabras emitidas por los infantes humanos (Hall y col. 1997). En ambos casos esta transición contempla el paso de vocalizaciones que repiten una unidad espectrográfica básica a emisiones simples de la misma unidad, lo cual no es observado claramente durante la transición entre el “sub-canto” y el canto maduro de los pájaros cantores (Tchernichovski y col. 2001; Bolhuis y Gahr 2006). En mi opinión, el patrón de desarrollo revelado en esta tesis aporta nuevos elementos a esta comparación. En primer lugar, la constatación de que la gradualidad de la transición entre la conducta comunicativa de los pichones y la de los juveniles no está restringida a los atributos estructurales de las señales, sino que también involucra los atributos contextuales de la comunicación, contribuye a enfatizar la continuidad en el desarrollo de la comunicación afiliativa de esta especie (Brittan Powell y col. 1997, Hall y col. 1997). Este continuo en el desarrollo comunicativo de las catitas sugiere que las vocalizaciones “inmaduras” o “en desarrollo” también tienen una función comunicativa continua en las interacciones afiliativas entre conespecíficos, noción que es central en las teorías “basadas en uso” sobre el desarrollo del lenguaje humano (e.g. Goldberg 2003; Tomasello 2009). En segundo lugar, la ocurrencia de distintas formas de aprendizaje social durante el desarrollo temprano de la comunicación en las catitas, en que el aprendizaje contextual precede al aprendizaje vocal, también es similar a la secuencia observada en los infantes humanos, quienes aprenden a discriminar distintos aspectos de las vocalizaciones antes de realizar imitación vocal (Werkel y Yeung 2005; Gervain y Mehler 2010). Finalmente,

la integración de nuestros resultados con los trabajos previos (Brittan Powell y col. 1997; Berg y col. 2012) sugieren que el aprendizaje vocal en los loros se manifiesta primero como *modificación social* de algunos atributos de las vocalizaciones (*sensu* Boughman y Moss 2003) y sólo más tarde adopta la forma de *imitación o convergencia vocal*, permitiendo la transición hacia repertorios más complejos de llamadas de contacto durante la vida juvenil y adulta. Este patrón de cambio también coincide con el modo del aprendizaje vocal en el desarrollo temprano de los infantes humanos, que primero se manifiesta en la forma de *modificación social* de algunos rasgos del llanto y del balbuceo (Mampe y col. 2009; Goldstein y col. 2003), dando paso a formas progresivamente más complejas de imitación vocal durante el desarrollo del balbuceo maduro y de las primeras palabras (Gervain y Mehler 2010).

### Consideraciones Finales

Creo que el mayor aporte de esta tesis consiste en presentar evidencias sobre la ocurrencia de distintos procesos de maduración y aprendizaje social durante el desarrollo temprano de la comunicación de contacto en los loros. Aún cuando la ocurrencia de la mayoría de estos procesos ha sido previamente demostrada en distintas especies de loros durante la vida adulta y de manera relativamente dispersa en otras especies de vertebrados, la ocurrencia conjunta e integrada de todos ellos durante la ontogenia temprana de la comunicación de contacto en una misma especie es un hallazgo de este trabajo. Tanto la ocurrencia de estos procesos, como su temporalidad durante el desarrollo y sus relaciones con otros atributos de la conducta social de los loros, han sido relativamente inexploradas en la literatura. Sin embargo, su estudio detallado sugiere un

patrón bastante interesante y permite establecer comparaciones con el desarrollo de la comunicación de contacto o afiliativa en otros animales caracterizados por su complejidad social y comunicativa. Esto puede ser importante para entender las bases ontogenéticas de la relación general entre complejidad social y comunicativa en los vertebrados (Freeberg y col. 2012), un ámbito de estudio que está recibiendo creciente atención y que requiere un abordaje cada vez más integrativo.

Finalmente, las consideraciones expuestas en este trabajo me llevan a plantear una serie de interrogantes más específicas respecto al desarrollo temprano de la comunicación acústica de los loros: ¿Cuán continuas son las transiciones entre los estadios socio-vocales descritos en este trabajo?, ¿es posible encontrar evidencias de imitación vocal en etapas tempranas del desarrollo utilizando métodos más refinados de análisis?, ¿existen períodos críticos durante el desarrollo socio-vocal temprano en los loros?, ¿cuales son los factores más relevantes que modulan la convergencia vocal de las llamadas de contacto entre pares sociales durante la vida juvenil y adulta?. Aprovechando las ventajas ofrecidas por los loros para estudiar el desarrollo temprano de la comunicación acústica en contextos sociales y haciendo uso de los potentes métodos automatizados desarrollados para el estudio del desarrollo vocal de los pájaros cantores (e.g. Tchernichovsky y col. 2004), éstas y nuevas preguntas debiesen ser el motivo de futuras investigaciones.

### 4.3 CONCLUSIONES FINALES

1. La transición entre las llamadas de solicitud de alimento de los pichones y las primeras llamadas de contacto de los volantones ocurre a través de un proceso secuencial. Durante este proceso, el desarrollo de los atributos contextuales de la conducta vocal de contacto precede a la aparición de los motivos acústicos típicos de las llamadas de contacto.
2. Esta transición involucra procesos que dependen de la experiencia social y acústica de los pichones, los cuales tienen las características de aprendizaje contextual o asociativo.
3. No encontramos evidencias de aprendizaje vocal de los motivos acústicos de las primeras llamadas de contacto emitidas por los pichones al salir del nido
4. Las llamadas de contacto de los individuos cambian durante la etapa juvenil del desarrollo. Este cambio involucra una disminución de la duración y un cambio en los patrones espectrográficos de las llamadas.
5. Juveniles criados en condiciones socio-acústicas contrastantes muestran diferencias en algunas características acústicas y en el nivel de variabilidad de sus llamadas de contacto.

6. Encontramos evidencias cualitativas de convergencia vocal entre pares sociales durante la etapa juvenil del desarrollo.

## REFERENCIAS

- Allard, H. A. (1930). The first morning song of some birds of Washington, D.C.; Its relation to light. *The American Naturalist*, 64(694), 436-469.
- Anderson, M. J. (2001). A new method for non parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology*, 26(1), 32-46.
- Araya-Salas, M., & Wright, T. (2013). Open-ended song learning in a hummingbird. *Biology Letters*, 9(5), 20130625.
- Balsby, T. J., & Adams, D. M. (2011). Vocal similarity and familiarity determine response to potential flockmates in orange-fronted conures (Psittacidae). *Animal Behaviour*, 81(5), 983-991.
- Balsby, T. J., & Bradbury, J. W. (2009). Vocal matching by orange-fronted conures (*Aratinga canicularis*). *Behavioural Processes*, 82(2), 133-139.
- Balsby, T. J., & Scarl, J. C. (2008). Sex-specific responses to vocal convergence and divergence of contact calls in orange-fronted conures (*Aratinga canicularis*). *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 275(1647), 2147-2154.
- Balsby, T. J., Momberg, J. V., & Dabelsteen, T. (2012). Vocal imitation in parrots allows addressing of specific individuals in a dynamic communication network. *PLoS One*, 7(11), e49747.
- Baptista, L. F., & Schuchmann, K. L. (1990). Song learning in the Anna hummingbird (*Calypte anna*). *Ethology*, 84(1), 15-26.
- Barrett, L., Blumstein, D. T., Clutton-Brock, T. H., & Kappeler, P. M. (2013). Taking note of Tinbergen, or: the promise of a biology of behaviour. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 368(1618), 20120352.
- Bartlett, P., & Slater, P. J. B. (1999). The effect of new recruits on the flock specific call of budgerigars (*Melopsittacus undulatus*). *Ethology Ecology & Evolution*, 11(2), 139-147.
- Barton, R. A. (1996). Neocortex size and behavioural ecology in primates. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 263(1367), 173-177.
- Bates, D. M. (2010). *lme4: Mixed-effects modeling with R*. Springer. Disponible online en <http://lme4.r-forge.r-project.org/book>.

- Bateson, P., & Laland, K. N. (2013). Tinbergen's four questions: an appreciation and an update. *Trends in Ecology & Evolution*, 28(12), 712-718.
- Bee, M. A., & Micheyl, C. (2008). The cocktail party problem: what is it? How can it be solved? And why should animal behaviorists study it?. *Journal of Comparative Psychology*, 122(3), 235-251.
- Beecher, M. D., Campbell, S. E., Burt, J. M., Hill, C. E., & Nordby, J. C. (2000). Song-type matching between neighbouring song sparrows. *Animal Behaviour*, 59(1), 21-27.
- Berg, K. S., Delgado, S., Okawa, R., Beissinger, S. R., & Bradbury, J. W. (2011). Contact calls are used for individual mate recognition in free-ranging green-rumped parrotlets, *Forpus passerinus*. *Animal Behaviour*, 81(1), 241-248.
- Berg, K. S., Delgado, S., Cortopassi, K. A., Beissinger, S. R., & Bradbury, J. W. (2012). Vertical transmission of learned signatures in a wild parrot. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279(1728), 585-591.
- Berg, K. S., Beissinger, S. R., & Bradbury, J. W. (2013). Factors shaping the ontogeny of vocal signals in a wild parrot. *The Journal of Experimental Biology*, 216(2), 338-345.
- Bigg, M. A., Olesiuk, P. F., Ellis, G. M., Ford, J. K. B., & Balcomb, K. C. (1990). Social organization and genealogy of resident killer whales (*Orcinus orca*) in the coastal waters of British Columbia and Washington State. *Reports of the International Whaling Commission (special issue)*, 12, 383-405.
- Blumstein, D. T. (2007). The evolution, function, and meaning of marmot alarm communication. *Advances in the Study of Behavior*, 37, 371-402.
- Blumstein, D. T., & Armitage, K. B. (1997). Does sociality drive the evolution of communicative complexity? A comparative test with ground-dwelling sciurid alarm calls. *The American Naturalist*, 150(2), 179-200.
- Bohn, K. M., Wilkinson, G. S., & Moss, C. F. (2007). Discrimination of infant isolation calls by female greater spear-nosed bats, *Phyllostomus hastatus*. *Animal Behaviour*, 73(3), 423-432.
- Bolhuis, J. J., & Gahr, M. (2006). Neural mechanisms of birdsong memory. *Nature Reviews Neuroscience*, 7(5), 347-357.
- Bolhuis, J. J., Okanoya, K., & Scharff, C. (2010). Twitter evolution: converging mechanisms in birdsong and human speech. *Nature Reviews Neuroscience*, 11(11), 747-759.



- Bolker, B. M., Brooks, M. E., Clark, C. J., Geange, S. W., Poulsen, J. R., Stevens, M. H. H., & White, J. S. S. (2009). Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution. *Trends in Ecology & Evolution*, 24(3), 127-135.
- Bouchet, H., Blois-Heulin, C., & Lemasson, A. (2013). Social complexity parallels vocal complexity: a comparison of three non-human primate species. *Frontiers in Psychology*, 4, art-390.
- Boughman, J. W. (1998). Vocal learning by greater spear-nosed bats. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 265(1392), 227-233.
- Boughman, J. W., & Moss, C. F. (2003). Social sounds: vocal learning and development of mammal and bird calls. En (Eds) Simmons, A., Popper, A., & Fay, R., *Acoustic communication*. Springer-Verlag, New York.
- Bradbury, J. W. (2003). Vocal communication in wild parrots. En (Eds) Waal, F., & Tyack, P., *Animal social complexity: intelligence, culture, and individualized societies*. Harvard University Press, Massachusetts.
- Bradbury, J. W., & Vehrencamp, S. L. (1998). Principles of animal communication. Sinauer Associates, Massachusetts.
- Bradbury, J. W., Cortopassi, K. A., & Clemmons, J. R. (2001). Geographical variation in the contact calls of orange-fronted parakeets. *The Auk*, 118(4), 958-972.
- Brainard, M. S., & Doupe, A. J. (2002). What songbirds teach us about learning. *Nature*, 417(6886), 351-358.
- Brainard, M. S., & Fitch, W. T. (2014). Communication and language: Animal communication and human language. *Current Opinion in Neurobiology*, 28, v-viii.
- Brittan-Powell, E. F., & Dooling, R. J. (2004). Development of auditory sensitivity in budgerigars (*Melopsittacus undulatus*). *The Journal of the Acoustical Society of America*, 115(6), 3092-3102.
- Brittan-Powell, E. F., Dooling, R. J., & Farabaugh, S. M. (1997). Vocal development in budgerigars (*Melopsittacus undulatus*): Contact calls. *Journal of Comparative Psychology*, 111(3), 226-241.
- Brown, E. D., & Farabaugh, S. M. (1997). What birds with complex social relationships can tell us about vocal learning: vocal sharing in avian groups. En (Eds) Snowdon, C. T., & Hausberger, M., *Social influences on vocal development*, Cambridge University Press, Cambridge.

- Bruck, J. N. (2013). Decades-long social memory in bottlenose dolphins. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 280(1768), 20131726.
- Buhrman-Deever, S. C., Hobson, E. A., & Hobson, A. D. (2008). Individual recognition and selective response to contact calls in foraging brown-throated conures, *Aratinga pertinax*. *Animal Behaviour*, 76(5), 1715-1725.
- Burger, J., & Gochfeld, M. (2005). Nesting behavior and nest site selection in monk parakeets (*Myiopsitta monachus*) in the Pantanal of Brazil. *Acta Ethologica*, 8(1), 23-34.
- Byrne, R., & Whiten, A. (Eds) (1989). Machiavellian intelligence: social expertise and the evolution of intellect in monkeys, apes, and humans. Oxford University Press, Oxford.
- Cantor, M., & Whitehead, H. (2013). The interplay between social networks and culture: theoretically and among whales and dolphins. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 368(1618), 20120340.
- Catchpole, C. K., & Slater, P. J. (2003). Bird song: biological themes and variations. Cambridge University Press, Cambridge.
- Clay, Z., & Zuberbühler, K. (2009). Food-associated calling sequences in bonobos. *Animal Behaviour*, 77(6), 1387-1396.
- Clemmons, J., & Howitz, J. L. (1990). Development of Early Vocalizations and the Chick-a-dee Call in the Black-capped Chickadee, *Parus atricapillus*. *Ethology*, 86(3), 203-223.
- Collins, S. (2004). Vocal fighting and flirting: the functions of birdsong. En (Eds) Marler P., & Slabbekoorn H., *Nature's music: the science of birdsong*. Elsevier academic press, London.
- Cortopassi, K. A. & Bradbury, J. W. (2000). The comparison of harmonically rich sounds using spectrographic cross-correlation and principal coordinates analysis. *Bioacoustics*, 11(2), 89-127.
- Cortopassi, K. A., & Bradbury, J. W. (2006). Contact call diversity in wild orange-fronted parakeet pairs, *Aratinga canicularis*. *Animal Behaviour*, 71(5), 1141-1154.
- Crance, J. L., Bowles, A. E., & Garver, A. (2014). Evidence for vocal learning in juvenile male killer whales, *Orcinus orca*, from an adventitious cross-socializing experiment. *The Journal of Experimental Biology*, 217(8), 1229-1237.

- Dahlin, C. R., Young, A. M., Cordier, B., Mundry, R., & Wright, T. F. (2014). A test of multiple hypotheses for the function of call sharing in female budgerigars, *Melopsittacus undulatus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 68(1), 145-161.
- De Maesschalck, R., Jouan-Rimbaud, D., & Massart, D. L. (2000). The mahalanobis distance. *Chemometrics and Intelligent Laboratory Systems*, 50(1), 1-18.
- Deecke, V. B., Ford, J. K., & Spong, P. (2000). Dialect change in resident killer whales: implications for vocal learning and cultural transmission. *Animal Behaviour*, 60(5), 629-638.
- Deecke, V. B., Barrett-Lennard, L. G., Spong, P., & Ford, J. K. (2010). The structure of stereotyped calls reflects kinship and social affiliation in resident killer whales (*Orcinus orca*). *Naturwissenschaften*, 97(5), 513-518.
- Doupe, A. J., & Kuhl, P. K. (1999). Birdsong and human speech: common themes and mechanisms. *Annual Review of Neuroscience*, 22(1), 567-631.
- Dunbar, R. I., & Shultz, S. (2007). Evolution in the social brain. *Science*, 317(5843), 1344-1347.
- Eberhard, J. R. (1997). The evolution of nest-building and breeding behavior in parrots. Doctoral dissertation, Princeton University.
- Egnor, S. R., & Hauser, M. D. (2004). A paradox in the evolution of primate vocal learning. *Trends in Neurosciences*, 27(11), 649-654.
- Enggist-Dueblin, P., & Pfister, U. (2002). Cultural transmission of vocalizations in ravens, *Corvus corax*. *Animal Behaviour*, 64(6), 831-841.
- Esser, K. H. (1994). Audio-vocal learning in a non-human mammal: the lesser spear-nosed bat *Phyllostomus discolor*. *Neuroreport*, 5(14), 1718-1720.
- Esser, K. H., & Schmidt, U. (1989). Mother-Infant Communication in the Lesser Spear-nosed Bat *Phyllostomus discolor* (Chiroptera, Phyllostomidae) — Evidence for Acoustic Learning. *Ethology*, 82(2), 156-168.
- Evans, C. S., Evans, L., & Marler, P. (1993). On the meaning of alarm calls: functional reference in an avian vocal system. *Animal Behaviour*, 46(1), 23-38.
- Farabaugh, S. M., & Dooling, R. J. (1996). Acoustic communication in parrots: laboratory and field studies of budgerigars, *Melopsittacus undulatus*. En (Eds) Kroodsma D., & Miller E., *Ecology and evolution of acoustic communication in birds*. Cornell University Press, Ithaca.

- Farabaugh, S. M., Linzenbold, A., & Dooling, R. J. (1994). Vocal plasticity in budgerigars (*Melopsittacus undulatus*): Evidence for social factors in the learning of contact calls. *Journal of Comparative Psychology*, 108(1), 81-92.
- Feng, A. S., Narins, P. M., Xu, C. H., Lin, W. Y., Yu, Z. L., Qiu, Q., Xu, Z. M., & Shen, J. X. (2006). Ultrasonic communication in frogs. *Nature*, 440(7082), 333-336.
- Fernández-Juricic, E., Martella, M. B., & Alvarez, E. V. (1998). Vocalizations of the blue-fronted Amazon (*Amazona aestiva*) in the Chancaní Reserve, Córdoba, Argentina. *The Wilson Bulletin*, 110(3), 352-361.
- Filatova, O. A., Burdin, A. M., & Hoyt, E. (2010). Horizontal transmission of vocal traditions in killer whale (*Orcinus orca*) dialects. *Biology Bulletin*, 37(9), 965-971.
- Filatova, O. A., Guzeev, M. A., Fedutin, I. D., Burdin, A. M., & Hoyt, E. (2013). Dependence of killer whale (*Orcinus orca*) acoustic signals on the type of activity and social context. *Biology Bulletin*, 40(9), 790-796.
- Foote, A. D., Griffin, R. M., Howitt, D., Larsson, L., Miller, P. J., & Hoelzel, A. R. (2006). Killer whales are capable of vocal learning. *Biology Letters*, 2(4), 509-512.
- Forshaw, J. M. (2010). *Parrots of the World*. Princeton University Press, New Jersey.
- Freeberg, T. M. (2006). Social Complexity Can Drive Vocal Complexity: Group Size Influences Vocal Information in Carolina Chickadees. *Psychological Science*, 17(7), 557-561.
- Freeberg, T. M., Dunbar, R. I., & Ord, T. J. (2012). Social complexity as a proximate and ultimate factor in communicative complexity. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. 367(1597), 1785-1801.
- Fripp, D., Owen, C., Quintana-Rizzo, E., Shapiro, A., Buckstaff, K., Jankowski, K., Wells, R., & Tyack, P. (2005). Bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*) calves appear to model their signature whistles on the signature whistles of community members. *Animal Cognition*, 8(1), 17-26.
- Garland, E. C., Goldizen, A. W., Rekdahl, M. L., Constantine, R., Garrigue, C., Hauser, N. D., ... & Noad, M. J. (2011). Dynamic horizontal cultural transmission of humpback whale song at the ocean basin scale. *Current Biology*, 21(8), 687-691.
- Garland, E. C., Gedamke, J., Rekdahl, M. L., Noad, M. J., Garrigue, C., & Gales, N. (2013). Humpback whale song on the Southern Ocean feeding grounds: implications for cultural transmission. *PLoS One*, 8(11), e79422.

- Garnetzke-Stollmann, K., & Franck, D. (1991). Socialisation tactics of the spectacled parrotlet (*Forpus conspicillatus*). *Behaviour*, 111(1-2), 1-29.
- Gaunt, S. L., Baptista, L. F., Sánchez, J. E., & Hernandez, D. (1994). Song learning as evidenced from song sharing in two hummingbird species (*Colibri coruscans* and *C. thalassinus*). *The Auk*, 111(1), 87-103.
- Gervain, J., & Mehler, J. (2010). Speech perception and language acquisition in the first year of life. *Annual Review of Psychology*, 61, 191-218.
- Gilardi, J. D., & Munn, C. A. (1998). Patterns of activity, flocking, and habitat use in parrots of the Peruvian Amazon. *The Condor*, 100(4), 641-653.
- Goldberg, A. E. (2003). Constructions: a new theoretical approach to language. *Trends in Cognitive Sciences*, 7(5), 219-224.
- Goldstein, M. H., King, A. P., & West, M. J. (2003). Social interaction shapes babbling: Testing parallels between birdsong and speech. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 100(13), 8030-8035.
- Goodale, E., & Kotagama, S. W. (2006). Context-dependent vocal mimicry in a passerine bird. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 273(1588), 875-880.
- Greene, E., & Meagher, T. (1998). Red squirrels, *Tamiasciurus hudsonicus*, produce predator-class specific alarm calls. *Animal Behaviour*, 55(3), 511-518.
- Guillette, L. M., Bloomfield, L. L., Batty, E. R., Dawson, M. R., & Sturdy, C. B. (2011). Development of a contact call in black-capped chickadees (*Poecile atricapillus*) hand-reared in different acoustic environments. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 130(4), 2249-2256.
- Haff, T. M., & Magrath, R. D. (2012). Learning to listen? Nestling response to heterospecific alarm calls. *Animal Behaviour*, 84(6), 1401-1410.
- Hall, W. S., Cookson, K. K., Heaton, J. T., Roberts, T., Shea, S. D., & Brauth, S. E. (1997). Audio-Vocal Learning in Budgerigars. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 807(1), 352-367.
- Hall, W. S., Cookson, K. K., Heaton, J. T., Roberts, T. F., Shea, S. D., Amateau, S. K., & Brauth, S. E. (1999). Cytoarchitecture of vocal control nuclei in nestling budgerigars: Relationships to call development. *Brain, Behavior and Evolution*, 53(4), 198-226.

- Hammerschmidt, K., & Fischer, J. (2008). Constraints in primate vocal production. En (Eds) Griebel U., & Oller K., *The evolution of communicative flexibility: complexity, creativity, and adaptability in human and animal communication*. MIT press, Massachusetts.
- Hauser, M. D. (1996). *The evolution of communication*. MIT press, Massachusetts.
- Hauser, M. D., Chomsky, N., & Fitch, W. T. (2002). The faculty of language: What is it, who has it, and how did it evolve?. *Science*, 298(5598), 1569-1579.
- Heaton, J. T., & Brauth, S. E. (1999). Effects of deafening on the development of nestling and juvenile vocalizations in budgerigars (*Melopsittacus undulatus*). *Journal of Comparative Psychology*, 113(3), 314-320.
- Heaton, J. T., & Brauth, S. E. (2000). Telencephalic nuclei control late but not early nestling calls in the budgerigar. *Behavioural Brain Research*, 109(1), 129-135.
- Heaton, J. T., Dooling, R. J., & Farabaugh, S. M. (1999). Effects of deafening on the calls and warble song of adult budgerigars (*Melopsittacus undulatus*). *The Journal of the Acoustical Society of America*, 105(3), 2010-2019.
- Hile, A. G., & Striedter, G. F. (2000). Call convergence within groups of female budgerigars (*Melopsittacus undulatus*). *Ethology*, 106(12), 1105-1114.
- Hile, A. G., Plummer, T. K., & Striedter, G. F. (2000). Male vocal imitation produces call convergence during pair bonding in budgerigars, *Melopsittacus undulatus*. *Animal Behaviour*, 59(6), 1209-1218.
- Hile, A. G., Burley, N. T., Coopersmith, C. B., Foster, V. S., & Striedter, G. F. (2005). Effects of male vocal learning on female behavior in the budgerigar, *Melopsittacus undulatus*. *Ethology*, 111(10), 901-923.
- Hobson, E. A., Avery, M. L., & Wright, T. F. (2014). The socioecology of Monk Parakeets: Insights into parrot social complexity. *The Auk*, 131(4), 756-775.
- Hollen, L. I., & Radford, A. N. (2009). The development of alarm call behaviour in mammals and birds. *Animal Behaviour*, 78(4), 791-800.
- Hollen, L. I., Clutton-Brock, T., & Manser, M. B. (2008). Ontogenetic changes in alarm-call production and usage in meerkats (*Suricata suricatta*): adaptations or constraints?. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 62(5), 821-829.
- Horn, A. G., & Leonard, M. L. (2005). Nestling begging as a communication network. En (Ed) McGregor, P. K., *Animal communication networks*. Cambridge University Press, Cambridge.

- Hughes, M., Nowicki, S., & Lohr, B. (1998). Call learning in black-capped chickadees (*Parus atricapillus*): The role of experience in the development of 'chick-a-dee' calls. *Ethology*, 104(3), 232-249.
- Humphrey, N. K. (1976). The social function of intellect. En (Eds) Bateson, P., & Hinde, R., *Growing points in ethology*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Igic, B., & Magrath, R. D. (2013). Fidelity of vocal mimicry: identification and accuracy of mimicry of heterospecific alarm calls by the brown thornbill. *Animal Behaviour*, 85(3), 593-603.
- Insley, S., Phillips, A. V., & Charrier, I. (2003). A review of social recognition in pinnipeds. *Aquatic Mammals*, 29(2), 181-201.
- Janik, V. M. (2000). Whistle matching in wild bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*). *Science*, 289(5483), 1355-1357.
- Janik, V. M. (2013). Cognitive skills in bottlenose dolphin communication. *Trends in Cognitive Sciences*, 17(4), 157-159.
- Janik, V. M. (2014). Cetacean vocal learning and communication. *Current Opinion in Neurobiology*, 28, 60-65.
- Janik, V. M., & Sayigh, L. S. (2013). Communication in bottlenose dolphins: 50 years of signature whistle research. *Journal of Comparative Physiology A*, 199(6), 479-489.
- Janik, V. M., & Slater, P. J. (1997). Vocal learning in mammals. *Advances in the Study of Behaviour*, 26, 59-100.
- Janik, V. M., & Slater, P. J. (1998). Context-specific use suggests that bottlenose dolphin signature whistles are cohesion calls. *Animal Behaviour*, 56(4), 829-838.
- Janik, V. M., & Slater, P. J. (2000). The different roles of social learning in vocal communication. *Animal Behaviour*, 60(1), 1-11.
- Janik, V. M., Sayigh, L. S., & Wells, R. S. (2006). Signature whistle shape conveys identity information to bottlenose dolphins. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 103(21), 8293-8297.
- Jouventin, P., & Aubin, T. (2002). Acoustic systems are adapted to breeding ecologies: individual recognition in nesting penguins. *Animal Behaviour*, 64(5), 747-757.

- Kelley, D. B. (2004). Vocal communication in frogs. *Current Opinion in Neurobiology*, 14(6), 751-757.
- King, S. L., Sayigh, L. S., Wells, R. S., Fellner, W., & Janik, V. M. (2013). Vocal copying of individually distinctive signature whistles in bottlenose dolphins. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 280(1757), 20130053.
- Kondo, N., & Watanabe, S. (2009). Contact calls: information and social function. *Japanese Psychological Research*, 51(3), 197-208.
- Knörnschild, M. (2014). Vocal production learning in bats. *Current Opinion in Neurobiology*, 28, 80-85.
- Knörnschild, M., Behr, O., & von Helversen, O. (2006). Babbling behavior in the sac-winged bat (*Saccopteryx bilineata*). *Naturwissenschaften*, 93(9), 451-454.
- Knörnschild, M., Nagy, M., Metz, M., Mayer, F., & von Helversen, O. (2010). Complex vocal imitation during ontogeny in a bat. *Biology Letters*, 6(2), 156-159.
- Knörnschild, M., Nagy, M., Metz, M., Mayer, F., & von Helversen, O. (2012). Learned vocal group signatures in the polygynous bat *Saccopteryx bilineata*. *Animal Behaviour*, 84(4), 761-769.
- Konishi, M. (1965). The Role of Auditory Feedback in the Control of Vocalization in the White-Crowned Sparrow. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 22(7), 770-783.
- Krams, I., Krama, T., Freeberg, T. M., Kullberg, C., & Lucas, J. R. (2012). Linking social complexity and vocal complexity: a parid perspective. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 367(1597), 1879-1891.
- Kremers, D., Lemasson, A., Almunia, J., & Wanker, R. (2012). Vocal sharing and individual acoustic distinctiveness within a group of captive orcas (*Orcinus orca*). *Journal of Comparative Psychology*, 126(4), 433-445.
- Kroodsma, D. E. (1977). Correlates of song organization among North American wrens. *The American Naturalist*, 111(981), 995-1008.
- Kroodsma, D. E., Miller, E. (Eds) (1996). Ecology and evolution of acoustic communication in birds. Cornell University Press, Ithaca.
- Krützen, M., Mann, J., Heithaus, M. R., Connor, R. C., Bejder, L., & Sherwin, W. B. (2005). Cultural transmission of tool use in bottlenose dolphins. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 102(25), 8939-8943.



- Kuczaj, S. A., Yeater, D., & Highfill, L. (2012). How selective is social learning in dolphins?. *International Journal of Comparative Psychology*, 25, 221-236.
- Lavenex, P. B. (1999). Vocal production mechanisms in the budgerigar (*Melopsittacus undulatus*): The presence and implications of amplitude modulation. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 106(1), 491-505.
- Le Roux, A., Cherry, M. I., & Manser, M. B. (2009). The vocal repertoire in a solitary foraging carnivore, *Cynictis penicillata*, may reflect facultative sociality. *Naturwissenschaften*, 96(5), 575-584.
- Leonard, M. L., & Horn, A. G. (2008). Does ambient noise affect growth and begging call structure in nestling birds?. *Behavioral Ecology*, 19(3), 502-507.
- Lesage, V., Barrette, C., Kingsley, M. C., & Sjare, B. (1999). The effect of vessel noise on the vocal behavior of belugas in the St. Lawrence River estuary, Canada. *Marine Mammal Science*, 15(1), 65-84.
- Leuchtenberger, C., Sousa-Lima, R., Duplaix, N., Magnusson, W. E., & Mourão, G. (2014). Vocal repertoire of the social giant otter. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 136(5), 2861-2875.
- Levréro, F., Durand, L., Vignal, C., Blanc, A., & Mathevon, N. (2009). Begging calls support offspring individual identity and recognition by zebra finch parents. *Comptes Rendus Biologies*, 332(6), 579-589.
- Liu, W. C., Wada, K., & Nottebohm, F. (2009). Variable food begging calls are harbingers of vocal learning. *PloS One*, 4(6), e5929.
- Loesche, P., Stoddard, P. K., Higgins, B. J., & Beecher, M. D. (1991). Signature versus perceptual adaptations for individual vocal recognition in swallows. *Behaviour*, 118(1), 15-25.
- Mampe, B., Friederici, A. D., Christophe, A., & Wermke, K. (2009). Newborns' cry melody is shaped by their native language. *Current Biology*, 19(23), 1994-1997.
- Manabe, K., Dooling, R. J., & Brittan-Powell, E. F. (2008). Vocal learning in Budgerigars (*Melopsittacus undulatus*): Effects of an acoustic reference on vocal matching. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 123(3), 1729-1736.
- Manser, M. B., Seyfarth, R. M., & Cheney, D. L. (2002). Suricate alarm calls signal predator class and urgency. *Trends in Cognitive Sciences*, 6(2), 55-57.
- Marler, P. (1961). The logical analysis of animal communication. *Journal of Theoretical Biology*, 1(3), 295-317.

- Marler, P. (2004). Bird calls: a cornucopia for communication. En (Eds) Marler P, & Slabbekoom H., *Nature's music: the science of birdsong*. Elsevier Academic Press, London.
- Marler, P., & Slabbekoom, H. (Eds) (2004). *Nature's music: the science of birdsong*. Elsevier Academic Press, London.
- Marler, P., & Tamura, M. (1964). Culturally transmitted patterns of vocal behavior in sparrows. *Science*, 146(3650), 1483-1486.
- Marshall, A. J., Wrangham, R. W., & Arcadi, A. C. (1999). Does learning affect the structure of vocalizations in chimpanzees?. *Animal Behaviour*, 58(4), 825-830.
- Martella, M. B., & Bucher, E. H. (1990). Vocalizations of the monk parakeet. *Bird Behavior*, 8(2), 101-110.
- Masello, J. F., Pagnossin, M. L., Sommer, C., & Quillfeldt, P. (2006). Population size, provisioning frequency, flock size and foraging range at the largest known colony of Psittaciformes: the Burrowing Parrots of the north-eastern Patagonian coastal cliffs. *Emu*, 106(1), 69-79.
- Mateo, J. M. (2004). Recognition systems and biological organization: the perception component of social recognition. *Annales Zoologici Fennici*, 41(6), 729-745.
- Mateo, J. M., & Holmes, W. G. (1999). How Rearing History Affects Alarm-call Responses of Belding's Ground Squirrels (*Spermophilus beldingi*, Sciuridae). *Ethology*, 105(3), 207-222.
- Mathevon, N., Charrier, I., & Jouventin, P. (2003). Potential for individual recognition in acoustic signals: a comparative study of two gulls with different nesting patterns. *Comptes Rendus Biologies*, 326(3), 329-337.
- May-Collado, L. J., Agnarsson, I., & Wartzok, D. (2007). Phylogenetic review of tonal sound production in whales in relation to sociality. *BMC Evolutionary Biology*, 7(1), 136.
- McComb, K., & Semple, S. (2005). Coevolution of vocal communication and sociality in primates. *Biology Letters*, 1(4), 381-385.
- McCowan, B., & Reiss, D. (1995). Whistle contour development in captive-born infant bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*): role of learning. *Journal of Comparative Psychology*, 109(3), 242-260.

- McCowan, B., & Reiss, D. (2001). The fallacy of 'signature whistles' in bottlenose dolphins: a comparative perspective of 'signature information' in animal vocalizations. *Animal Behaviour*, 62(6), 1151-1162.
- McGregor, P. K. (Ed) (2005). *Animal communication networks*. Cambridge University Press, Cambridge.
- McDonald, M. A., Hildebrand, J. A., & Mesnick, S. (2009). Worldwide decline in tonal frequencies of blue whale songs. *Endangered Species Research*, 9(1), 13-21.
- Medvin, M. B., Stoddard, P. K., & Beecher, M. D. (1993). Signals for parent-offspring recognition: a comparative analysis of the begging calls of cliff swallows and barn swallows. *Animal Behaviour*, 45(5), 841-850.
- Meno, W., Coss, R. G., & Perry, S. (2013). Development of Snake-Directed Antipredator Behavior by Wild White-Faced Capuchin Monkeys: II. Influence of the Social Environment. *American Journal of Primatology*, 75(3), 292-300.
- Mooney, R. (2009). Neural mechanisms for learned birdsong. *Learning & Memory*, 16(11), 655-669.
- Moravec, M. L., Striedter, G. F., & Burley, N. T. (2006). Assortative pairing based on contact call similarity in budgerigars, *Melopsittacus undulatus*. *Ethology*, 112(11), 1108-1116.
- Morton, E. S. (1977). On the occurrence and significance of motivation-structural rules in some bird and mammal sounds. *The American Naturalist*, 111(981), 855-869.
- Mumm, C. A., Urrutia, M. C., & Knörnschild, M. (2014). Vocal individuality in cohesion calls of giant otters, *Pteronura brasiliensis*. *Animal Behaviour*, 88, 243-252.
- Noad, M. J., Cato, D. H., Bryden, M. M., Jenner, M. N., & Jenner, K. C. S. (2000). Cultural revolution in whale songs. *Nature*, 408(6812), 537-537.
- Nowicki, S. (1989). Vocal plasticity in captive black-capped chickadees: the acoustic basis and rate of call convergence. *Animal Behaviour*, 37, 64-73.
- Oller, D. K., & Griebel, U. (Eds) (2004). *Evolution of communication systems: A comparative approach*. MIT Press, Massachusetts.
- Owings, D. H., & Morton, E. S. (1998). *Animal vocal communication: a new approach*. Cambridge University Press, Cambridge.

- Pepperberg, I. M. (1999). The Alex studies: cognitive and communicative abilities of grey parrots. Harvard University Press, Massachusetts.
- Pepperberg, I. M. (2002). Cognitive and communicative abilities of grey parrots. *Current Directions in Psychological Science*, 11(3), 83-87.
- Pepperberg, I. M. (2010). Vocal learning in Grey parrots: A brief review of perception, production, and cross-species comparisons. *Brain and Language*, 115(1), 81-91.
- Pollard, K. A., & Blumstein, D. T. (2012). Evolving communicative complexity: insights from rodents and beyond. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 367(1597), 1869-1878.
- Poole, J. H., Tyack, P. L., Stoeger-Horwath, A. S., & Watwood, S. (2005). Elephants are capable of vocal learning. *Nature*, 434(7032), 455-456.
- Price, J. J. (1998). Family-and sex-specific vocal traditions in a cooperatively breeding songbird. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 265(1395), 497-502.
- Ramos-Fernández, G. (2005). Vocal communication in a fission-fusion society: do spider monkeys stay in touch with close associates?. *International Journal of Primatology*, 26(5), 1077-1092.
- Randic, S., Connor, R. C., Sherwin, W. B., & Krützen, M. (2012). A novel mammalian social structure in Indo-Pacific bottlenose dolphins (*Tursiops sp.*): complex male alliances in an open social network. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 279, 3083-3090.
- Ratnayake, C. P., Goodale, E., & Kotagama, S. W. (2010). Two sympatric species of passerine birds imitate the same raptor calls in alarm contexts. *Naturwissenschaften*, 97(1), 103-108.
- Ravbar, P., Lipkind, D., Parra, L. C., & Tchernichovski, O. (2012). Vocal exploration is locally regulated during song learning. *The Journal of Neuroscience*, 32(10), 3422-3432.
- Reichmuth, C., & Casey, C. (2014). Vocal learning in seals, sea lions, and walruses. *Current Opinion in Neurobiology*, 28, 66-71.
- Rendall, D., Seyfarth, R. M., Cheney, D. L., & Owren, M. J. (1999). The meaning and function of grunt variants in baboons. *Animal Behaviour*, 57(3), 583-592.
- Rendall, D., Owren, M. J., & Ryan, M. J. (2009). What do animal signals mean?. *Animal Behaviour*, 78(2), 233-240.

- Rendell, L. E., & Whitehead, H. (2003). Vocal clans in sperm whales (*Physeter macrocephalus*). *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 270(1512), 225-231.
- Richards, D. G., Wolz, J. P., & Herman, L. M. (1984). Vocal mimicry of computer-generated sounds and vocal labeling of objects by a bottlenosed dolphin, *Tursiops truncatus*. *Journal of Comparative Psychology*, 98(1), 10-28.
- Ridgway, S., Carder, D., Jeffries, M., & Todd, M. (2012). Spontaneous human speech mimicry by a cetacean. *Current Biology*, 22(20), R860-R861.
- Rosenblatt, J. S., & Snowdon, C. T. (Eds) (1996). Parental care: evolution, mechanisms, and adaptive significance. Academic Press, San Diego.
- Ryan, M. J. (1991). Sexual selection and communication in frogs. *Trends in Ecology & Evolution*, 6(11), 351-355.
- Salinas-Melgoza, A., & Wright, T. F. (2012). Evidence for vocal learning and limited dispersal as dual mechanisms for dialect maintenance in a parrot. *PLoS One*, 7(11), e48667.
- Saulitis, E. L., Matkin, C. O., & Fay, F. H. (2005). Vocal repertoire and acoustic behavior of the isolated AT1 killer whale subpopulation in southern Alaska. *Canadian Journal of Zoology*, 83(8), 1015-1029.
- Saunders, D. A. (1983). Vocal Repertoire and Individual Vocal Recognition in the Short-Billed White-Tailed Black Cokcatoo, *Calyptorhynchus funereus latirostris* Carnaby. *Australian Wildlife Research*, 10(3), 527-536.
- Sayigh, L. S., Tyack, P. L., Wells, R. S., Solow, A. R., Scott, M. D., & Irvine, A. B. (1999). Individual recognition in wild bottlenose dolphins: a field test using playback experiments. *Animal behaviour*, 57(1), 41-50.
- Sayigh, L. S., Esch, H. C., Wells, R. S., & Janik, V. M. (2007). Facts about signature whistles of bottlenose dolphins, *Tursiops truncatus*. *Animal Behaviour*, 74(6), 1631-1642.
- Schel, A. M., Tranquilli, S., & Zuberbühler, K. (2009). The alarm call system of two species of black-and-white colobus monkeys (*Colobus polykomos* and *Colobus guereza*). *Journal of Comparative Psychology*, 123(2), 136-150.
- Sewall, K. B. (2009). Limited adult vocal learning maintains call dialects but permits pair-distinctive calls in red crossbills. *Animal Behaviour*, 77(5), 1303-1311.

- Sewall, K. B., & Hahn, T. P. (2009). Social experience modifies behavioural responsiveness to a preferred vocal signal in red crossbills, *Loxia curvirostra*. *Animal Behaviour*, 77(1), 123-128.
- Seyfarth, R. M., & Cheney, D. L. (2010). Production, usage, and comprehension in animal vocalizations. *Brain and Language*, 115(1), 92-100.
- Seyfarth, R. M., Cheney, D. L., & Marler, P. (1980). Vervet monkey alarm calls: semantic communication in a free-ranging primate. *Animal Behaviour*, 28(4), 1070-1094.
- Seyfarth, R. M., Cheney, D. L., Bergman, T., Fischer, J., Zuberbühler, K., & Hammerschmidt, K. (2010). The central importance of information in studies of animal communication. *Animal Behaviour*, 80(1), 3-8.
- Slabbekoorn, H., & den Boer-Visser, A. (2006). Cities change the songs of birds. *Current Biology*, 16(23), 2326-2331.
- Sloan, J. L., Wilson, D. R., & Hare, J. F. (2005). Functional morphology of Richardson's ground squirrel, *Spermophilus richardsonii*, alarm calls: the meaning of chirps, whistles and chucks. *Animal Behaviour*, 70(4), 937-944.
- Smolker, R., & Pepper, J. W. (1999). Whistle convergence among allied male bottlenose dolphins (Delphinidae, *Tursiops sp.*). *Ethology*, 105(7), 595-617.
- Smolker, R. A., Mann, J., & Smuts, B. B. (1993). Use of signature whistles during separations and reunions by wild bottlenose dolphin mothers and infants. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 33(6), 393-402.
- Snowdon, C. T. (2009). Plasticity of communication in nonhuman primates. *Advances in the Study of Behavior*, 40, 239-276.
- Snowdon, C. T., & Elowson, A. M. (1999). Pygmy marmosets modify call structure when paired. *Ethology*, 105(10), 893-908.
- Snowdon, C. T., & Hausberger, M. (Eds) (1997). Social influences on vocal development. Cambridge University Press, Cambridge.
- Stamps, J., Clark, A., Arrowood, P., & Kus, B. (1989). Begging behavior in budgerigars. *Ethology*, 81(3), 177-192.
- Stamps, J., Kus, B., Clark, A., & Arrowood, P. (1990). Social relationships of fledgling budgerigars, *Melopsitticus undulatus*. *Animal Behaviour*, 40(4), 688-700.

- Steiger, S., & Müller, J. K. (2008). 'True' and 'untrue' individual recognition: suggestion of a less restrictive definition. *Trends in Ecology & Evolution*, 23(7), 355.
- Stirling, I., & Thomas, J. A. (2003). Relationships between underwater vocalizations and mating systems in phocid seals. *Aquatic Mammals*, 29(2), 227-246.
- Stoeger, A. S., & Manger, P. (2014). Vocal learning in elephants: neural bases and adaptive context. *Current Opinion in Neurobiology*, 28, 101-107.
- Striedter, G. F., Freibott, L., Hile, A. G., & Burley, N. T. (2003). For whom the male calls: an effect of audience on contact call rate and repertoire in budgerigars *Melopsittacus undulatus*. *Animal Behaviour*, 65(5), 875-882.
- Tchernichovski, O. (2011). Sound Analysis Pro 2011 User Manual. Disponible online en <http://soundanalysispro.com/manual-1>.
- Tchernichovski, O., & Marcus, G. (2014). Vocal learning beyond imitation: mechanisms of adaptive vocal development in songbirds and human infants. *Current Opinion in Neurobiology*, 28, 42-47.
- Tchernichovski, O., Nottebohm, F., Ho, C. E., Pesaran, B., & Mitra, P. P. (2000). A procedure for an automated measurement of song similarity. *Animal Behaviour*, 59(6), 1167-1176.
- Tchernichovski, O., Mitra, P. P., Lints, T., & Nottebohm, F. (2001). Dynamics of the vocal imitation process: how a zebra finch learns its song. *Science*, 291(5513), 2564-2569.
- Tchernichovski, O., Lints, T. J., Deregnaucourt, S., Cimenser, A., & Mitra, P. P. (2004). Studying the song development process: rationale and methods. *Annals of the New York academy of sciences*, 1016(1), 348-363.
- Teixidor, P., & Byrne, R. W. (1999). The 'whinny' of spider monkeys: individual recognition before situational meaning. *Behaviour*, 136(3), 279-308.
- Thorpe, W. H. (1958). The learning of song patterns by birds, with especial reference to the song of the chaffinch *Fringilla coelebs*. *Ibis*, 100(4), 535-570.
- Tibbetts, E. A., & Dale, J. (2007). Individual recognition: it is good to be different. *Trends in Ecology & Evolution*, 22(10), 529-537.
- Tomasello, M. (2005). Beyond formalities: The case of language acquisition. *The Linguistic Review*, 22(2-4), 183-197.

- Tomasello, M. (2009). The usage-based theory of language acquisition. En (Ed) Bavin E. L., *The Cambridge handbook of child language*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Townsend, S. W., Allen, C., & Manser, M. B. (2011). A simple test of vocal individual recognition in wild meerkats. *Biology Letters*, 8, 179-182.
- Tyack, P. L. (2003). Dolphins communicate about individual-specific social relationships. En (Eds) Waal F., & Tyack P., *Animal social complexity: intelligence, culture, and individualized societies*. Harvard university press, Massachusetts.
- Tyack, P. L. (2008). Convergence of calls as animals form social bonds, active compensation for noisy communication channels, and the evolution of vocal learning in mammals. *Journal of Comparative Psychology*, 122(3), 319-331.
- Van Horik, J., Bell, B., & Burns, K. C. (2007). Vocal ethology of the North Island kaka (*Nestor meridionalis septentrionalis*). *New Zealand Journal of Zoology*, 34(4), 337-345.
- Vehrencamp, S. L., Ritter, A. F., Keever, M., & Bradbury, J. W. (2003). Responses to Playback of Local vs. Distant Contact Calls in the Orange-Fronted Conure, *Aratinga canicularis*. *Ethology*, 109(1), 37-54.
- Vergara, V., & Barrett-Lennard, L. G. (2008). Vocal Development in a Beluga Calf (*Delphinapterus leucas*). *Aquatic Mammals*, 34(1), 123-143.
- Vicario, D., Raksin, J., Naqvi, N., Thande, N., & Simpson, H. (2002). The relationship between perception and production in songbird vocal imitation: what learned calls can teach us. *Journal of Comparative Physiology A*, 188(11-12), 897-908.
- Wanker, R. (1999). Socialization in spectacled parrotlets (*Forpus conspicillatus*): how juveniles compensate for the lack of siblings. *Acta Ethologica*, 2(1), 23-28.
- Wanker, R. (2002). Social system and acoustic communication of spectacled parrotlets (*Forpus conspicillatus*): research in captivity and in the wild. En (Eds) Mettke-Hofmann C., & Ganslober U., *Bird Research and Breeding*. Filander Verlag, Fürth.
- Wanker, R., & Fischer, J. (2001). Intra and interindividual variation in the contact calls of spectacled parrotlets (*Forpus conspicillatus*). *Behaviour*, 138(6), 709-726.
- Wanker, R., Bernate, L. C., & Franck, D. (1996). Socialization of Spectacled Parrotlets *Forpus conspicillatus*: the role of parents, crèches and sibling groups in nature. *Journal für Ornithologie*, 137(4), 447-461.



- Wanker, R., Apcin, J., Jennerjahn, B., & Waibel, B. (1998). Discrimination of different social companions in spectacled parrotlets (*Forpus conspicillatus*): evidence for individual vocal recognition. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 43(3), 197-202.
- Wanker, R., Sugama, Y., & Prinage, S. (2005). Vocal labelling of family members in spectacled parrotlets, *Forpus conspicillatus*. *Animal Behaviour*, 70(1), 111-118.
- Watwood, S. L., Tyack, P. L., & Wells, R. S. (2004). Whistle sharing in paired male bottlenose dolphins, *Tursiops truncatus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 55(6), 531-543.
- Watwood, S. L., Owen, E. C., Tyack, P. L., & Wells, R. S. (2005). Signature whistle use by temporarily restrained and free-swimming bottlenose dolphins, *Tursiops truncatus*. *Animal Behaviour*, 69(6), 1373-1386.
- Weiß, B. M., Symonds, H., Spong, P., & Ladich, F. (2007). Intra-and intergroup vocal behavior in resident killer whales, *Orcinus orca*. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 122(6), 3710-3716.
- Werker, J. F., & Yeung, H. H. (2005). Infant speech perception bootstraps word learning. *Trends in Cognitive Sciences*, 9(11), 519-527.
- West, M. J., King, A. P., White, D. J., Gros-Louis, J., & Freed-Brown, G. (2006). The development of local song preferences in female cowbirds (*Molothrus ater*): flock living stimulates learning. *Ethology*, 112(11), 1095-1107.
- West-Eberhard, M. J. (2005). Developmental plasticity and the origin of species differences. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 102(suppl 1), 6543-6549.
- Wheeler, B. (2010). lmPerm: Permutation tests for linear models. R package version 1.1-2. Disponible online en <http://cran.r-project.org/src/contrib/Archive/lmPerm>
- Wiley, R. H. (2006). Signal detection and animal communication. *Advances in the Study of Behavior*, 36, 217-247.
- Wilkinson, G. S. (2003). Social and vocal complexity in bats. En (Eds) Waal F., & Tyack P., *Animal social complexity: intelligence, culture, and individualized societies*. Harvard university press, Massachusetts.
- Williams, H. (2004). Birdsong and singing behavior. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1016(1), 1-30.

- Wright, T. F. (1996). Regional dialects in the contact call of a parrot. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 263(1372), 867-872.
- Wright, T. F., Dahlin, C. R., & Salinas-Melgoza, A. (2008). Stability and change in vocal dialects of the yellow-naped amazon. *Animal Behaviour*, 76(3), 1017-1027.
- Wright, T. F., Rodriguez, A. M., & Fleischer, R. C. (2005). Vocal dialects, sex-biased dispersal, and microsatellite population structure in the parrot *Amazona auropalliata*. *Molecular Ecology*, 14(4), 1197-1205.
- Wyndham, E. (1980). Diurnal cycle, behaviour and social organization of the budgerigar *Melopsittacus undulatus*. *Emu*, 80(1), 25-33.
- Wyndham, E. (1981). Breeding and mortality of Budgerigars *Melopsittacus undulatus*. *Emu*, 81(4), 240-243.
- Yang, X., Lei, F., Wang, G., & Jesse, A. J. (2007). Syllable sharing and inter-individual syllable variation in Anna's hummingbird, *Calypte anna* songs, in San Francisco, California. *Folia Zoologica*, 56(3), 307-318.
- Yurk, H., Barrett-Lennard, L., Ford, J. K. B., & Matkin, C. O. (2002). Cultural transmission within maternal lineages: vocal clans in resident killer whales in southern Alaska. *Animal Behaviour*, 63(6), 1103-1119.
- Zuberbühler, K. (2000). Referential labelling in Diana monkeys. *Animal Behaviour*, 59(5), 917-927.