



**UNIVERSIDAD MICHOACANA DE SAN NICÓLAS DE HIDALGO  
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES SOBRE LOS RECURSOS NATURALES**

---

---

**Efecto de los filtros ambientales y la dispersión del nicho acústico sobre la  
estructura filogenética de comunidades de aves en una zona semiárida del centro de  
México**

TESIS  
Que presenta

**BIÓL. CHRISTIAN DANIEL MORÁN TITLA**

Como requisito para obtener el título  
profesional de

**Maestro en Ciencias en Ecología Integrativa**

Directora de tesis: **Dra. Clementina González Zaragoza**

Codirector de tesis: **Dr. Juan Héctor García Chávez**



UMSNH, Febrero 2023

---

---

## ÍNDICE

|   |    |
|---|----|
| <b>Resumen</b> .....  | 4  |
| <b>Abstract</b> .....   | 5  |
| <b>Introducción</b> .....   | 7  |
| <b>Métodos</b> .....  | 11 |
| <i>Sitio de estudio</i> .....   | 11 |
| <i>Procedimiento de campo</i> .....   | 12 |
| <i>Dispersión del nicho acústico a través del cálculo de índices bioacústicos</i> .....   | 15 |
| <i>Estimaciones de estructura y diversidad filogenética</i> .....   | 16 |
| <i>Análisis estadísticos</i> .....  | 17 |
| <b>Resultados</b> .....   | 18 |
| <i>Atenuación excesiva, patrones de diversidad y estructura filogenética y dispersión del nicho acústico en función del tipo de hábitat (hipótesis a)</i> ..... | 18 |
| <i>Estructura de la vegetación y estructura filogenética (hipótesis b)</i> .....  | 22 |
| <i>Dispersión del nicho acústico en función de la estructura filogenética (hipótesis c)</i> .....   | 23 |
| <b>Discusión</b> .....  | 25 |
| <b>Referencias</b> .....  | 32 |
| <b>Anexo</b> .....  | 40 |
| <i>Artículo de divulgación (Morán Titla C. D. y González C, 2022)</i> .....   | 40 |
| <i>El mejor lugar para cantar: hipótesis de adaptación acústica en aves</i> .....   | 41 |

## **Agradecimientos**

Agradezco a las instituciones que proporcionaron becas a este proyecto: Beca de investigación de la Coordinación de la Investigación Científica, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo a la Dra. Clementina González; y beca de posgrado (764099) del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT).

Agradezco a mi directora de tesis, la Dra. Clementina González Zaragoza por la gran dedicación y atención que recibí de su parte, por ser una excelente guía en la investigación y por inspirarme en el estudio de las aves. Agradezco a mi codirector de tesis, el Dr. Juan Héctor García Chávez, por brindarme su apoyo y sabiduría en esta nueva aventura de cantos con aves, por ser un excelente guía en el camino de la historia natural. Agradezco a mis sinodales, el Dr. Leonel López Toledo por su paciencia y dedicación en mi aprendizaje en estadística y trabajo con plantas, al Dr. Eduardo Mendoza Ramírez, por sus grandes aportes a los detalles de este estudio y escrito, y al Dr. Alejandro Ríos Chelén por aportar recomendaciones importantes a este estudio con su gran experiencia en el comportamiento de aves.

Agradezco a mi hermana, Lizzette Morán Titla, por ser mi principal inspiración en el camino de la Biología, y por haberme ayudado con el muestreo de la toma de datos de este gran proyecto. A todas las personas que me ayudaron en la logística de la toma de datos en campo y autoridades que me concedieron permisos: Sr. Joaquin Pacheco y familia, Sr. Juan Barragán Rivera, Sr. Vicente Mendoza, Sr. Daniel Pacheco, Guía del jardín botánico Helia Bravo Hollis Pedro Miranda, Presidente Municipal de Zapotitlán Salinas, Puebla, Eduardo Vázquez Márquez, Comisariado del municipio de Zapotitlán Salinas, Puebla, René Pacheco Carrillo y directivos del Jardín Botánico Helia Bravo Hollis.

Finalmente, agradezco a mis padres Lucina Titla Ramírez y Luciano Rafael Morán Tlatelpa, y a mis abuelos Delfino Titla Galicia y Eulogia Ramírez Ramírez, por ser siempre parte fundamental en mi ánimo de continuar desarrollándome profesionalmente.

## Resumen

Las comunidades acústicas son el conjunto de especies que se encuentran acústicamente activas en un hábitat, donde suceden interacciones vocales entre especies que pueden condicionar la comunicación interespecífica. La hipótesis de adaptación acústica propone que las características del hábitat afectan la transmisión de las señales acústicas y la hipótesis del nicho acústico sustenta que la dispersión de los parámetros espectrales y temporales del paisaje sonoro son resultado de la competencia interespecífica. Para entender como se estructuran las comunidades acústicas, considerando ambas hipótesis en este trabajo se incorporó información filogenética para probar el efecto de la estructura del hábitat, así como de la exclusión competitiva (medida indirectamente como la dispersión del nicho acústico) en la estructura filogenética de comunidades de aves en una zona semiárida del centro de México. A partir de grabaciones autónomas en 3 tipos de vegetación (cultivo, tetechera y mezquitera) se calculó el índice bioacústico (BI) y el índice de complejidad acústica (ACI) como medidas de dispersión del nicho acústico. También se evaluó la densidad y estructura de la vegetación a partir de estimaciones en campo y de experimentos de atenuación de sonidos artificiales, para entender las características del hábitat desde el punto de vista acústico y se estimaron índices de estructura y diversidad filogenética (PD, NRI y NTI). En la mezquitera se encontró una mayor densidad y heterogeneidad de la vegetación, mayor atenuación, mayor dispersión del nicho acústico, mayor diversidad filogenética y una estructura filogenética que tiende hacia la sobredispersión, en comparación del cultivo que mostró patrones opuestos, mientras que la tetechera mostró patrones poco definidos. La estructura filogenética estuvo explicada por la densidad de la vegetación y la atenuación excesiva, y a mayor dispersión del nicho acústico la estructura filogenética tendió hacia la sobredispersión. Los datos apoyan las predicciones tanto de la hipótesis del nicho acústico como de la adaptación acústica, y sugieren un papel tanto de filtros ambientales como de la exclusión competitiva. Los filtros ambientales fueron más importantes

en cultivo al observarse patrones de agrupamiento filogenético y un mayor traslape del espacio acústico. En la mezquitera la exclusión competitiva fue más importante al observarse un patrón de sobredispersión filogenética explicado por una mayor dispersión del espacio acústico. Este estudio es de los pocos que existen en explicar la distribución de las especies a partir de efectos acústicos.

**Palabras clave:** Comunidad acústica, dispersión filogenética, índices bioacústicos, atenuación excesiva, hábitat.

## **Abstract**

Acoustic communities are the aggregation of species acoustically active within a habitat, where vocal interactions between species can condition interspecific communication. The acoustic adaptation hypothesis explains how the habitat favors the transmission of acoustic signals, whereas the acoustic niche hypothesis explains how the dispersion of spectral and temporal parameters of the soundscape are the result of interspecific competition. To understand how acoustic communities are structured, considering both hypotheses, and incorporating phylogenetic information, in this study I tested the effect of habitat structure as well as competitive exclusion (measured indirectly as the dispersion of the acoustic niche) in the phylogenetic structure of bird communities in a semi-arid zone of central Mexico. From autonomous recordings in 3 types of vegetation (crop, tetechera and mesquitera), the bioacoustic index (BI) and the acoustic complexity index (ACI) were calculated as measures of dispersion of the acoustic niche. Vegetation density and structure was also evaluated from field work and artificial sound attenuation experiments, to understand the characteristics of the habitat from the acoustic point of view, as well as structure and phylogenetic diversity metrics were estimated (PD, NRI, NTI). The mesquitera showed greater vegetation density and heterogeneity, greater attenuation, greater dispersion of the

acoustic niche, greater phylogenetic diversity and a phylogenetic structure that tends towards overdispersion, compared to the crop that showed opposite patterns, while the tetechera showed poorly defined patterns. defined. Phylogenetic structure was explained by vegetation density and excessive attenuation, and the greater the dispersion of the acoustic niche, the phylogenetic structure tended towards overdispersion. The data supported both the acoustic niche and acoustic adaptation hypotheses, and suggest a role for both environmental filters and competitive exclusion. Environmental filters were more important in crops, since patterns of phylogenetic clustering and a greater overlap in the acoustic space were observed. In the mesquitera, competitive exclusion was more important since patterns of phylogenetic overdispersion was observed, explained by a greater dispersion of the acoustic space. This is one of the few studies that explain the distribution of species from acoustic effects.

## Introducción

Las señales acústicas en aves tienen funciones importantes en la comunicación intra e interespecífica en la defensa de recursos, atracción de pareja y reconocimiento (Catchpole & Slater, 2008; Bradbury & Vehrencamp, 2011). Una comunicación eficaz en estos contextos incrementará la adecuación del emisor (Slater, 1983; Yasukawa, 1989; Catchpole & Slater, 2008).

Una comunidad acústica se define como el conjunto de especies establecidas en un hábitat que se encuentran activas acústicamente de manera simultánea o en distintos momentos del día o de la noche y en distintas temporadas del año (Malavasi & Farina, 2013; Farina et al., 2014). Dentro de una comunidad acústica, las vocalizaciones simultáneas emitidas por individuos de distintas especies con características similares tienen una mayor probabilidad de traslaparse y producir errores en los receptores, interfiriendo en la eficacia de la comunicación entre individuos (Brumm & Slabbekorn, 2005; Wong et al., 2009; Hart et al., 2015). Como respuesta a la interferencia de señales acústicas, las especies de una comunidad pueden ocupar distintas regiones de los parámetros espectrales y temporales del nicho o espacio acústico que minimicen el traslape (Schmidt et al., 2013; Krishnan & Tamma, 2016). Es decir, el espacio acústico es dividido en frecuencias y tiempo (Marler, 1960; Miller, 1982), disminuyendo así el traslape de señales a nivel interespecífico (Krause, 1993; Farina et al., 2011), y como consecuencia, las señales se dispersan (Luther, 2008; Cardoso & Price, 2010). Esto se conoce como la hipótesis del nicho acústico (ANH), la cual propone que la competencia entre especies ha promovido la diversificación de las señales acústicas para ocupar distintos intervalos temporales y espectrales (Krause, 1993).

La estructura del hábitat es un elemento importante en la evolución de las señales acústicas ya que afecta la transmisión del sonido, evitando o minimizando la atenuación excesiva y la degradación (Morton, 1975). La atenuación excesiva, definida como la disminución de la amplitud de onda por la

distancia, según sea la frecuencia, varía con el hábitat y las condiciones climáticas (Catchpole & Slater, 2008). El follaje de la vegetación afecta la transmisión del sonido, mostrando mayor atenuación en vegetación más densa, sin embargo, el efecto depende de la frecuencia ya que sonidos de frecuencias altas (mayores a 4 kHz) tienden a mostrar más atenuación, mientras que aquellos por debajo de este umbral tienden a ser amplificados (Martens, 1980).

La degradación o distorsión es especialmente intensa en coberturas de vegetación densa, tales como los bosques, ya que el reflejo en el suelo o el dosel así como los ecos pueden reducir la detección de elementos que conforman al canto, afectando principalmente señales de rápida modulación de frecuencia por absorción de la energía acústica (Martens & Michelson, 1981 ; Catchpole & Slater, 2008) y por reverberaciones (Morton, 1975; Marten & Marler, 1977; Richards & Wiley, 1980; Boncoraglio & Saino, 2007). Estos efectos se intensifican con el aumento de la frecuencia, del ancho de banda y de las rápidas modulaciones de frecuencia (Naguib, 2003). Por lo tanto, bajo estas condiciones, las señales de frecuencias bajas, de estructura más simple (i.e., tonos puros o poco modulados) y una tasa de canto más lenta, se transmitirán mejor en hábitats cerrados densos (Morton, 1975; Wiley, 1991; Slabbekoorn et al., 2002; Kirschel et al., 2009). Por el contrario, los hábitats abiertos, como los pastizales, reflejan o absorben menos el sonido, sin embargo, existen factores como el viento o la temperatura que aumentan los efectos de la atenuación (Morton, 1975). Bajo estas condiciones, las señales repetidas, con rápidas modulaciones de frecuencia y de amplios anchos de banda se transmitirán mejor (Brown & Handford, 2000; Naguib, 2003; Derryberry, 2009). Independientemente de la densidad, aunque puede estar relacionada, un hábitat más heterogéneo con distintos estratos de vegetación permitirá que distintas especies de aves puedan cantar desde el suelo hasta el dosel, favoreciendo distintos sonidos que se transmitan de manera óptima, contrario a lo que sucede con hábitats homogéneos (Nemeth et al., 2002).

A pesar de que muchas especies de aves son capaces de aprender sus vocalizaciones (i.e., aves canoras, pericos y colibrís), las características vocales de las especies mantienen una importante base genética, por lo que las similitudes entre especies dependen, en gran parte, de sus relaciones filogenéticas (Catchpole, 1980; Kroodsma & Candy, 1985; Payne, 1986; Price & Lanyon, 2002; Päckert et al., 2003; Miller & Baker, 2009). Sin embargo, las características vocales de las especies pueden ser moldeadas por las propiedades físicas del ambiente, como se explicó anteriormente, (McCracken & Sheldon, 1997) y pueden converger entre especies (Seddon, 2005; Nicholls & Goldizen, 2006). Por ejemplo, las vocalizaciones de especies distantemente relacionadas que viven en hábitats similares pueden ser más parecidas que las de especies cercanamente relacionadas que se establecen en hábitats distintos (Endler, 1993; Badyaev & Leaf, 1997; Tobias et al., 2010). Es así que la hipótesis de adaptación acústica (AAH) busca explicar la evolución de señales acústicas dependiendo de la estructura del hábitat (Morton, 1975). De acuerdo con esta hipótesis, las aves adaptan sus vocalizaciones a las condiciones locales (Morton, 1975; Hansen, 1979), bajo el supuesto de que las señales son seleccionadas direccionalmente mejorando su transmisión y minimizando su atenuación y degradación (Dabelsteen et al., 1993, Boncoraglio & Saino, 2007). Ambas hipótesis (ANH y AAH) son complementarias en la explicación de la manera en que se estructuran las comunidades acústicas, por un lado son los patrones de ocupación de cantos en los nichos acústicos por efecto de competencia interespecífica (ANH) y por otro lado es la explicación de las señales seleccionadas por características del hábitat (AAH).

Para entender cómo se estructuran las comunidades acústicas, considerando tanto la ANH como la AAH, es necesario incorporar información filogenética ya que es un importante componente de nuestro entendimiento de la estructura y ensamblaje de comunidades acústicas (Chhaya et al. 2021). Debido a que los árboles filogenéticos son representaciones de la acumulación de diferencias biológicas a lo largo de las ramas de cierto taxón, pueden usarse para describir, explicar o predecir

procesos ecológicos y evolutivos involucrados en la estructura de especies en comunidades biológicas (Tucker et al., 2017). De acuerdo con esta idea, se han desarrollado varias métricas para evaluar los patrones de estructura y diversidad de las comunidades desde una perspectiva filogenética (Vellend et al., 2011; Cadotte & Davies, 2016; Tucker et al., 2017). La estructura filogenética se refiere a la distribución no aleatoria de especies dentro de una comunidad con respecto a la filogenia (Webb et al., 2002), mientras que la diversidad filogenética es una medida de biodiversidad que incorpora las diferencias filogenéticas entre especies (Faith 1992). Al estimar que tan cercanamente relacionadas se encuentran en promedio un par de especies dentro de una comunidad, se pueden obtener tres patrones posibles: agrupamiento, sobredispersión o un patrón aleatorio. El agrupamiento filogenético sucede cuando especies cercanamente relacionadas comparten condiciones y recursos similares como consecuencia de la tolerancia al ambiente (filtros ambientales) (Webb et al., 2002). Por el contrario, la sobredispersión filogenética que refleja la diversificación de relaciones entre especies de una comunidad, sugiere competencia interespecífica causando una sobredispersión de rasgos conservados, pero la sobredispersión de rasgos también puede ser causada por los filtros ambientales cuando especies distantemente relacionadas son convergentes para caracteres ecológicos importantes (Webb et al., 2002). Bajo una perspectiva neutral, se espera un patrón filogenético al azar ya que las especies son consideradas ecológicamente equivalentes (Hubbell, 2001; Kembell & Hubbell, 2006).

El objetivo de este estudio fue evaluar el efecto de la estructura del hábitat y de la exclusión competitiva (medida indirectamente como la dispersión del nicho acústico) en la estructura filogenética de comunidades de aves reproductivas en una zona semiárida del centro de México, para entender cómo se estructuran las comunidades desde el punto de vista acústico. Dadas las características de variación natural de este tipo de ambiente, seleccionamos 3 tipos de hábitat característicos de la zona esperando distintos niveles de heterogeneidad, por lo que evaluamos las propiedades de atenuación de

sonido como una medida acústica y tomamos medidas de vegetación. De esta manera y en función del objetivo nos planteamos las siguientes hipótesis: a) el hábitat influye en los patrones de atenuación excesiva, en la dispersión del nicho acústico, así como en la diversidad y estructura filogenética de la comunidad, por lo que se espera mayor atenuación excesiva, mayor dispersión del nicho acústico, así como mayor diversidad y sobredispersión filogenética en hábitats más densos o heterogéneos, contrario a lo que sucedería en hábitats menos densos u homogéneos, mientras que en hábitats intermedios se esperan valores intermedios; b) En hábitats densos o heterogéneos existe sobredispersión filogenética y mayor diversidad filogenética, puesto que al haber más nichos acústicos disponibles se espera que coexistan especies distantemente relacionadas, por lo tanto se espera una relación negativa entre las medidas de estructura filogenética y los valores de estructura de vegetación y atenuación excesiva, y una relación positiva entre la diversidad filogenética y los valores de estructura de la vegetación y atenuación excesiva; c) Existe un patrón de sobredispersión filogenética como resultado de la exclusión competitiva, por lo que se espera una relación negativa entre las medidas de estructura filogenética y la dispersión del nicho acústico.

## **Métodos**

### *Sitio de estudio*

El estudio se llevó a cabo en una zona semiárida del estado de Puebla dentro del municipio de Zapotitlán, Salinas. Se localiza al sureste del estado de Puebla y forma parte de la Reserva de la Biósfera Tehuacán-Cuicatlán, con una superficie de 10,000 km<sup>2</sup> entre los 17° 48' y 18° 58' de latitud norte y 96° 40' y 97° 43' de longitud oeste (Figura 1). La región está caracterizada por una temporada de lluvias de abril a mayo y de septiembre a octubre. El tipo vegetación dentro del Valle de Zapotitlán es matorral xerófilo e incluye 3 asociaciones vegetales principales: 1) Tetechera, hábitat dominado por

el cactus columnar *Neobuxbaumia tetetzo*, acompañado de *Mimosa luisana*, *Aeschynomene compacta*, *Cordia cylindrostachya*, *Mammillaria colina*, *Ruellia sp.*, *Eysenhardtia polystachia* y *Opuntia pilífera*; 2) Mezquitera, hábitat dominado por *Prosopis laevigata* acompañado de *Parkinsonia praecox*, *Myrtillocactus geometrizans*, *Stenocereus pruinosus*, *S. stellatus* y *Pachycereus hollianus*; y 3) Sotolinera, hábitat dominado por *Beaucarnea gracilis* y acompañado de *Yucca periculosa*, *Myrtillocactus geometrizans*, *Pachycereus hollianus*, *Opuntia pilifera* y *Agave kerchovei*. Además en el área es posible encontrar selva baja caducifolia, campos de cultivo y vegetación secundaria (Rzedowski, 1978). Consideramos solo tres tipos de hábitats fenológicamente contrastantes entre sí (mezquitera, tetechera y cultivos) que se encontraron de manera conjunta para controlar el efecto espacial. Se han identificado 108 especies de aves pertenecientes a 13 órdenes y 34 familias, con 9 especies endémicas, 30 especies migratorias, 22 especies migratorias locales y 56 especies residentes (Camacho Morales, 2001), la temporada reproductiva de aves comprende los meses de abril y mayo.

### *Procedimientos de campo*

Dentro de la zona de estudio se seleccionaron 3 tipos de hábitat: 1) campos de cultivo abandonados con vegetación secundaria; 2) tetechera; y 3) mezquitera (Figura 1). Delimitamos 5 bloques espaciales separados al menos por 700 m, cada uno conformado por los 3 tipos de hábitat separados al menos por 80 m uno del otro, teniendo en total 15 parcelas (Figura 1).

Entre los meses de marzo y abril del 2021, que comprenden la temporada reproductiva de aves, colocamos 3 grabadoras autónomas audiomoth (Open acoustic devices) dentro de cada hábitat, es decir, en cada bloque fueron colocadas 9 grabadoras por día (Figura 1). Las grabadoras estuvieron separadas al menos por 50 m una de la otra, programadas para grabar simultáneamente durante 2 horas divididas en 4 periodos de media hora (6:30 – 7:00; 7:30 – 8:00; 8:30 – 9:00 y 9:30 – 10:00 hrs). Las grabaciones fueron realizadas en formato WAV, a una tasa de muestreo de 32 kHz con la máxima ganancia de

grabación. Debido a que el procesamiento de las grabaciones requiere un alto consumo de recursos computacionales, cada grabación de media hora fue segmentada en 6 audios de 5 minutos, esto para optimizar la obtención de los índices bioacústicos. En total se realizaron 6 repeticiones en cada bloque, considerando como repetición un día de grabación en un bloque con 5 días de separación.

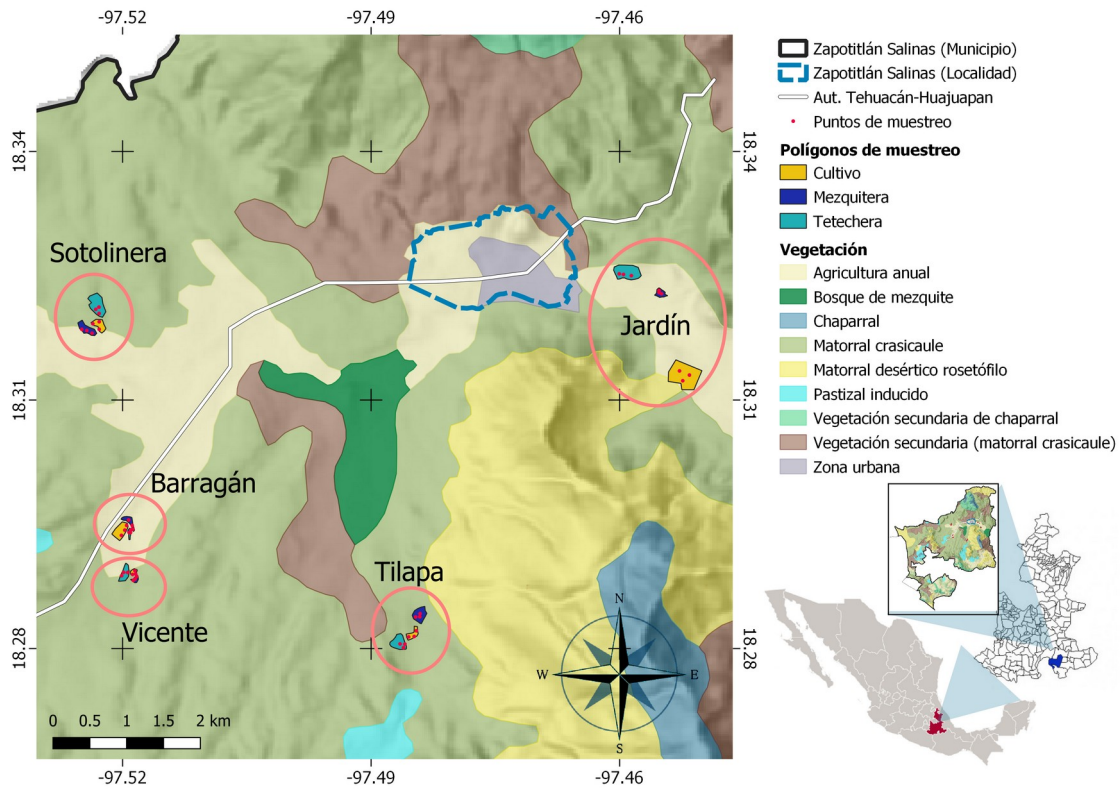


Figura 1. Mapa de la región de Zapotitlán Salinas, Puebla mostrando los tipos de vegetación de la zona, así como los polígonos de muestreo. Los bloques de muestreo que incluyen los tres tipos de hábitat y tres puntos de muestreo para cada uno, están distribuidos como: Jardín = Jardín botánico Helia Bravo Hollis; Barragán = parcelas del señor Juan Barragán Rivera; Vicente = parcelas del señor Vicente Mendoza; Tilapa = parcelas del señor Joaquín Pacheco; Sotolinera = parcelas del señor Daniel Pacheco. La línea discontinua representa la carretera Huajuapán-Tehuacán, Zapotitlán Salinas, Puebla, México.

Para estimar la estructura de la vegetación y por lo tanto tener una medida de densidad y heterogeneidad del hábitat realizamos 4 transectos de 25 m de largo por 2 de ancho, donde registramos

cada especie de planta, y por cada individuo medimos con un flexómetro la altura, diámetro del dosel (extremos de las ramas) y cobertura basal (suma de los diámetros a la altura de pecho de cada rama). También medimos la apertura de dosel dentro del transecto cada 5 m con un densiómetro esférico cóncavo. Con estas cuatro variables hicimos un análisis de componentes principales y, dado que tienen diferentes escalas numéricas, de la matriz de correlaciones extrajimos los *factor scores* del componente 1, el cual contiene el 68.08 % de la variación. Los valores más bajos (números negativos) de los “factor scores” del PC1 se asociaron a la dirección de los vectores de las variables de vegetación, lo cual implica mayor densidad y cobertura. Estos valores fueron multiplicados por menos 1 para tener una escala congruente con la densidad, es decir, valores más altos implican mayor densidad de vegetación.

Como otra medida de densidad y complejidad del hábitat en términos acústicos, y considerando el rango vocal de las aves con mayor sensibilidad (1 a 5 kHz; Dooling, 1982), se evaluó la atenuación del sonido en cada una de las 15 parcelas estudiadas. Para esto generamos tonos artificiales con frecuencias de 0.2 a 11 kHz con un rango de frecuencia de 0.5 kHz incluyendo tres repeticiones de cada tono separados por 0.1 segundos, conformando un audio de 1 minuto. Emitimos el audio desde un celular SAMSUNG conectado a un parlante BOSE colocado a la altura del pecho con una salida de 80 dB en cada punto donde fue colocada una grabadora audiomoth. Grabamos la reproducción a 1 m de distancia (distancia de referencia) y a 50 m (distancia media en la que puede ser escuchado un ave en vegetación cerrada) con una grabadora TASCAM DR 100 MK II y un micrófono unidireccional Sennheiser MKE 600. A partir de estas grabaciones estimamos la atenuación excesiva (Morton, 1975; Marten & Marler, 1977) en el paquete *baRulho* para R (Araya-Salas, 2020). La atenuación excesiva mide la pérdida de 6 dB de amplitud de la señal cada que se duplica la distancia de emisión, es decir, el umbral de detección del receptor, donde valores bajos indican poca atenuación. Esta medida compara la amplitud de cada frecuencia experimental (50 m) con la señal de referencia (1 m). Posteriormente fueron seleccionados los tonos que se encontraron en el rango de 2 a 5 kHz como una equivalencia del

rango acústico en el que las aves son más sensibles para percibir el sonido (Dooling, 1982) y se promediaron por parcela (n = 15).

### *Dispersión del nicho acústico a través del cálculo de índices bioacústicos*

Como una medida indirecta de exclusión competitiva utilizamos medidas dispersión del nicho acústico a través del cálculo de dos índices bioacústicos. Mediante el uso del paquete *soundecology* (Villanueva-Rivera & Pijanowski, 2018) para R obtuvimos el índice bioacústico y el índice de complejidad acústica para las 6480 grabaciones, considerando un filtro por debajo de 0.2 y por encima de 11 kHz con el fin de evitar bandas de sonido derivadas de antropofonías y abiofonías. El índice bioacústico (BI) estima el área bajo la curva que incluye todas las bandas de frecuencias asociadas con los valores más altos de amplitud (medida en dB), por tanto, es una función tanto del nivel sonoro (amplitud) como del número de bandas de frecuencias emitidas por la avifauna (Boelman et al., 2007). Mientras más bandas de frecuencia se registren y con distintos niveles de dB, los valores del índice son más altos, lo cual indica una mayor dispersión del nicho acústico y por lo tanto menor competencia. Un menor número de bandas registradas con distintos niveles de amplitud indica traslape del nicho acústico. El índice de complejidad acústica (ACI) se basa en el registro de sonidos bióticos caracterizados por la variabilidad de señales con distintas amplitudes (distintos picos de intensidad) en cada segmento de tiempo de la grabación, es decir las señales en el audio no mantienen un solo pico de amplitud, lo que indicaría la existencia de varios individuos cantando en el tiempo, y por lo tanto mayores valores de este índice indican una mayor dispersión del nicho acústico (Pieretti et al., 2011; Farina & Morri, 2008). De manera que el BI estima la dispersión del nicho acústico en bandas de frecuencias y el ACI lo hace en el tiempo. Posteriormente fueron seleccionados los índices correspondientes a las grabaciones del día y hora con mayor actividad y fueron promediados por parcela (n = 15).

### *Estimaciones de estructura y diversidad filogenética*

A partir de las especies de aves registradas por Camacho Morales (2001) dentro de la zona de estudio y de las especies que registramos en campo durante este estudio, obtuvimos de la plataforma BirdTree (<https://birdtree.org>) un subgrupo filogenético de la propuesta de Jetz et al., (2012), incluyendo a *Crypturellus cinnamomeus* como grupo externo. Descargamos 1000 árboles (propuesta de Erickson, todas las especies, 10000 árboles con 9993 OTUs cada uno) y con el paquete *phylotools* de R obtuvimos un árbol consenso por el criterio de la regla de mayoría (majority rule). Utilizando el árbol consenso y los datos de presencia/ausencia de especies registradas en cada parcela a partir de las grabaciones autónomas, se calcularon medidas de diversidad y estructura filogenética de cada comunidad (n = 15). Se estimó el índice de diversidad filogenética (PD) propuesto por Faith (1992), el cual cuantifica el total de largo de ramas que abarca el árbol filogenético incluyendo todas las especies de una comunidad, de tal manera que es medida la historia evolutiva de la comunidad. Esta medida entonces incorpora explícitamente las diferencias entre especies y no solamente la riqueza (Faith, 1992). También se estimaron dos medidas de estructura filogenética: el índice de relación neta (NRI) y el índice del taxón más cercano (NTI) (Webb et al., 2002, 2008). El NRI cuantifica la distancia filogenética media entre todos los pares de especies en la comunidad, mientras que el NTI cuantifica la distancia filogenética media al taxón más cercano (Webb et al., 2002). Valores positivos de NRI o NTI indican que las especies se encuentran más cercanamente relacionadas que lo que se esperaría por azar, mientras que valores negativos indican sobredispersión filogenética. El NRI mide el grado de relación entre todos los miembros de la comunidad, enfatizando las ramificaciones más profundas, mientras que NTI es más sensible hacia los nodos terminales de la filogenia. Finalmente, para determinar si las comunidades mostraron patrones de agrupamiento o sobredispersión filogenética, se compararon los valores observados de NRI y NTI con los patrones observados bajo una estructura nula de las comunidades, usando el modelo *taxa.levels* para generar 1000 comunidades nulas (Kembel et al.,

2010). Tanto los índices como las comparaciones con comunidades nulas, se estimaron con el paquete *picante* para R v.4.1.2 (R Core Team, 2020).

### *Análisis estadísticos*

Es importante considerar el desplazamiento de las aves entre parcelas para la evaluación de la estructura de las comunidades, sin embargo, medirlo sobrepasa los límites de los objetivos de este estudio, por lo que una forma de determinar la independencia espacial de los puntos de muestreo es controlando el efecto de la distancia geográfica mediante la prueba de I de Moran. Los resultados mostraron que ninguna variable está asociada a la distancia geográfica (vegetación (PC1),  $P = 0.25$ ; atenuación excesiva,  $P = 0.71$ ; BI,  $P = 0.12$ ; ACI,  $P = 0.57$ ; PD,  $P = 0.061$ ; NRI,  $P = 0.49$ ; NTI,  $P = 0.93$ ) por lo que no fue necesario considerar el efecto espacial en los modelos.

Para probar si el hábitat influye en los patrones de atenuación excesiva, en la diversidad y estructura filogenética así como en la dispersión del nicho acústico (hipótesis a), se realizaron ANOVAS, ya que a excepción del NRI, todas las variables cumplieron con el supuesto de normalidad de los residuales (Tabla S1), además realizamos comparaciones múltiples con la prueba de Tukey-HSD para identificar a los grupos distintos entre sí. Para el caso del NRI se realizó un modelo lineal generalizado con error de distribución Gamma; debido a que los supuestos de esta distribución implican valores positivos y sin ceros, agregamos una constante al NRI para evitar los valores negativos y ceros pero además conservando la varianza. Para realizar los modelos consideramos al hábitat como variable explicativa y la atenuación excesiva, los índices PD, NTI, NRI, BI, ACI y la estructura de la vegetación como variables de respuesta, cada variable de respuesta fue evaluada en modelos independientes. Se incluyó un modelo con la estructura de la vegetación, para comprobar que esta medida es indicadora para la densidad del hábitat, considerando que valores mayores de los “factor scores” del PC1 implican una mayor densidad de la vegetación. Para probar la relación entre la

diversidad y estructura filogenética y la densidad de la vegetación (hipótesis b), realizamos regresiones lineales simples entre los índices PD, NRI y NTI como variables dependientes en función de la estructura de la vegetación (PC1) y en modelos separados en función de la atenuación excesiva.

Finalmente, para probar la hipótesis de la exclusión competitiva (hipótesis c), realizamos regresiones lineales simples de los índices de estructura filogenética (NRI y NTI) como variables dependientes en función de los índices bioacústicos (BI y ACI). Para cada regresión verificamos la condición de normalidad de los residuales.

## **Resultados**

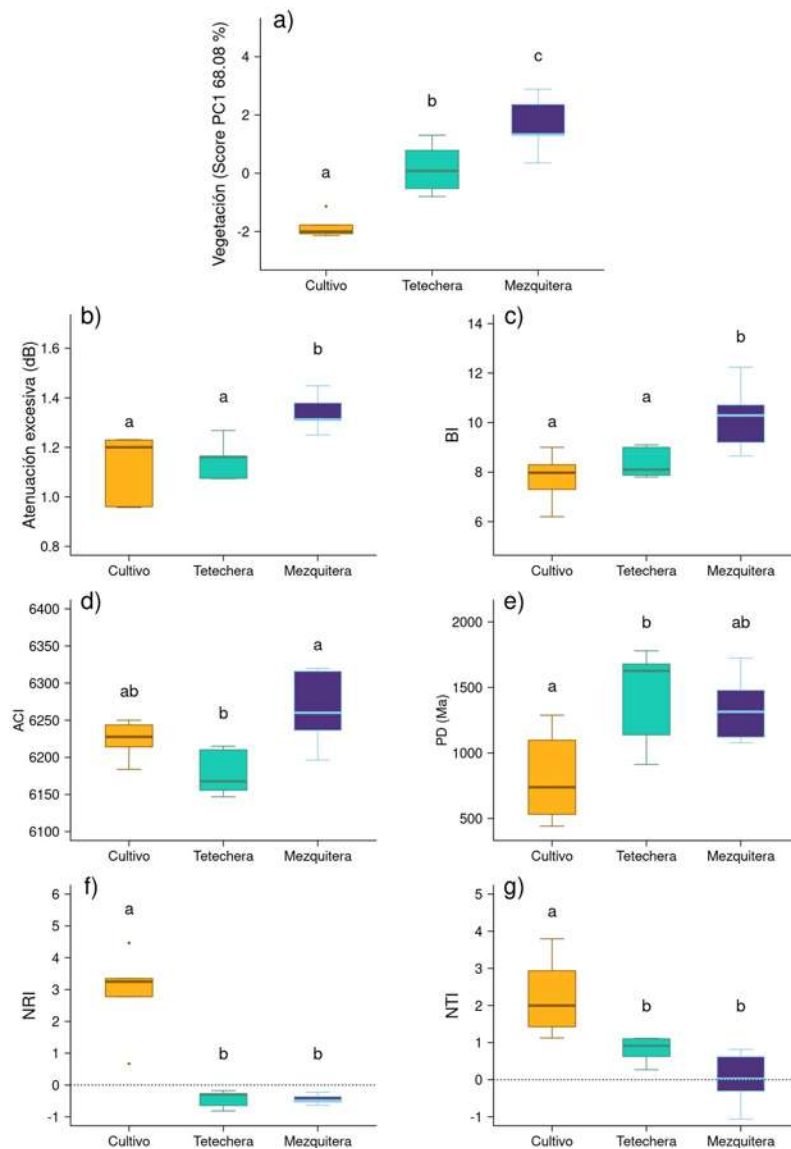
### *Atenuación excesiva, patrones de diversidad y estructura filogenética y dispersión del nicho acústico en función del tipo de hábitat (hipótesis a)*

La medida de estructura de la vegetación fue un buen predictor de la densidad o complejidad del hábitat ya que los “factor scores” del PC1 mostraron diferencias significativas entre tipos de hábitat con un 79.81 % de la variación explicada (Tabla 1). La mezquitera mostró los valores más altos, indicando una mayor densidad de la vegetación, seguido de la tetechera y finalmente del cultivo que mostró los menores valores de los “scores” y por lo tanto menor densidad de la vegetación (Figura 2a). La atenuación excesiva fue distinta entre los tipos de hábitat explicado por un 52.90 % de la variación (Tabla 1), donde la mezquitera mostró niveles más altos, mientras que el cultivo y la tetechera mostraron los mismos niveles de atenuación (Figura 2b), lo cual muestra que el hábitat influye en los patrones de pérdida de intensidad del sonido, siendo aquellos hábitats con mayor atenuación aquellos más densos o complejos. El índice bioacústico (BI) y la complejidad acústica (ACI), como medida de la dispersión del nicho acústico también fueron distintos entre tipos de hábitat con un 54.12 % y 51.14 % de variación explicada respectivamente (Tabla 1). La mezquitera mostró valores más altos del índice bioacústico (BI) mientras que el cultivo y la tetechera fueron iguales entre sí (Figura 2c), por lo que la

mezquitera presenta mayor dispersión del nicho acústico en términos de frecuencia. En cuanto al índice de complejidad acústica (ACI), la mezquitera mostró valores más altos que la tetechera pero no que el cultivo (Figura 2d), por lo que existen más señales distintas a lo largo del tiempo, y por lo tanto una mayor dispersión del nicho acústico en el tiempo (durante el transcurso de la grabación) en la mezquitera comparada con el cultivo. La diversidad filogenética (PD) fue distinta entre tipos de hábitat con una variación explicada del 43.82 % (Tabla 1). Los valores de PD fueron menores en el cultivo, en comparación con los de la tetechera y mezquitera, sin embargo solo se detectaron diferencias significativas entre el cultivo y la tetechera (Figura 2e). El NRI y NTI mostraron valores positivos y más altos en el cultivo, mientras que la tetechera y mezquitera mostraron valores negativos en NRI y fueron igualmente más bajos que el cultivo (Figura 2f,g), la variación explicada fue del 82.07 % y 62.75 % respectivamente (Tabla 1). Cuatro de las cinco comunidades del cultivo mostraron un patrón de agrupamiento filogenético en relación a comunidades nulas. En el caso de la tetechera y mezquitera, los valores no fueron significativamente diferentes a las comunidades nulas.

**Tabla 1.** Tabla de valores resultantes de los ANOVA para cada variable acústica y de estructura filogenética y de la vegetación en función del tipo de hábitat (cultivo, tetechera y mezquitera). SMCG es la suma de cuadrados de los grupos y SMCT es la suma de cuadrados total. BI = Índice bioacústico, ACI = Índice de complejidad acústica, PD = Diversidad filogenética, NRI = Índice de relación neta, NTI = Índice del taxón más cercano.

| VARIABLES DE RESPUESTA | gl | F     | P      | Variación explicada (SMCG/SMCT) |
|------------------------|----|-------|--------|---------------------------------|
| Vegetación             | 2  | 23.72 | 0.0001 | 0.7981                          |
| Atenuación             | 2  | 6.73  | 0.0109 | 0.529                           |
| BI                     | 2  | 7.08  | 0.0093 | 0.5412                          |
| ACI                    | 2  | 6.28  | 0.0136 | 0.5114                          |
| PD                     | 2  | 4.68  | 0.0314 | 0.4382                          |
| NRI                    | 2  | 27.46 | 0.0001 | 0.8207                          |
| NTI                    | 2  | 10.10 | 0.0027 | 0.6275                          |



**Figura 2.** Gráfica de cajas y alambres que muestra la distribución de a) vegetación, b) atenuación excesiva, c) índice bioacústico (BI), d) índice de complejidad acústica (ACI), e) índice de diversidad filogenética (PD), f) índice de relación neta (NRI), g) índice del taxón más cercano (NTI) por tipo de hábitat (cultivo, tetechera y mezquitera). Las apertura de las cajas y los alambres representan la variación por cuartiles, la línea dentro de las cajas son las medianas y los puntos sobresalientes de los alambres son datos atípicos. Las letras distintas encima de las cajas representan diferencias de medias entre grupos de acuerdo a la prueba de Tukey HSD.

### *Estructura de la vegetación y estructura filogenética (hipótesis b)*

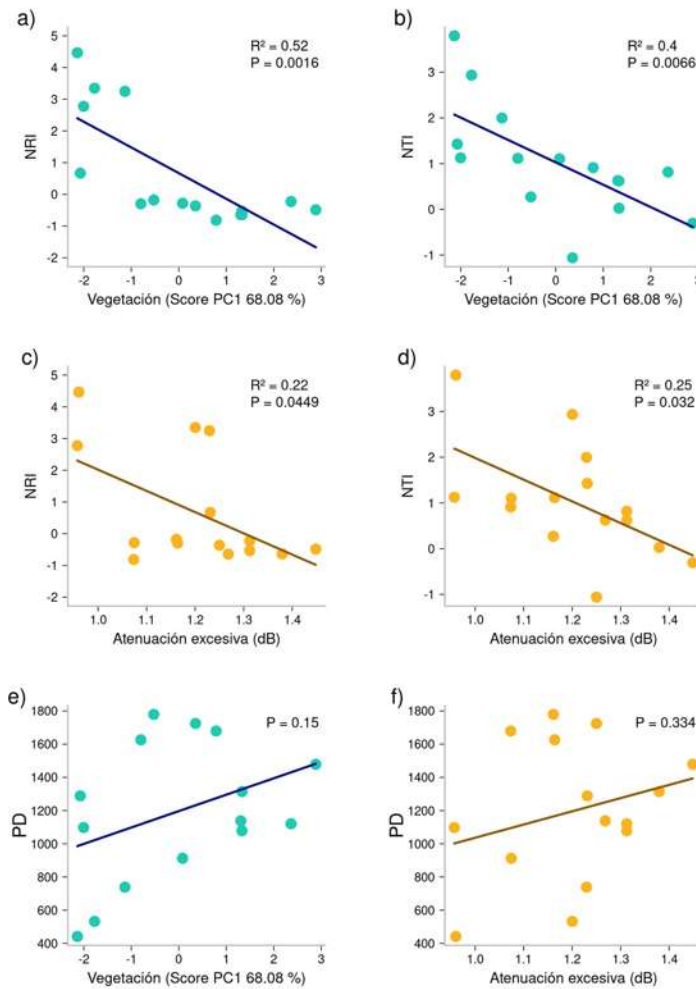
El índice de relación neta (NRI) y el índice del taxón más cercano (NTI) fueron inversamente proporcionales a la estructura de la vegetación, dichas relaciones explicados por un 52 % y 40 % respectivamente (Tabla 2, Figura 3a, b). El NRI y NTI también fueron inversamente proporcionales a la atenuación, dichas relaciones explicadas por un 22 % y 25 % respectivamente (Tabla 2, Figura 3c, d). Los resultados indican que a mayor densidad de la vegetación la estructura filogenética tiende hacia la sobredispersión. La diversidad filogenética no estuvo relacionada con la estructura de la vegetación ni con la atenuación excesiva (Tabla 2, Figura 3e, f).

**Tabla 2.** Resultados de las regresiones simples de los índices de estructura y diversidad filogenética (índice de relación neta , NRI; índice del taxón más cercano, NTI; y diversidad filogenética, PD) en función de la vegetación y de la atenuación excesiva,; m es el valor de la pendiente, t es el estadístico de prueba, P es el valor de probabilidad, R<sup>2</sup> es el coeficiente de variación explicada y P (residuales) es el valor de probabilidad obtenido de la prueba de normalidad (Sahpiro-Wilk) de los residuales de los modelos.

|     | Variable explicativa | m     | t     | <b>P</b>      | R <sup>2</sup> | <b>P</b><br>(residuales) |
|-----|----------------------|-------|-------|---------------|----------------|--------------------------|
| NRI | Vegetación           | -0.81 | -3.99 | <b>0.0016</b> | 0.52           | 0.4199                   |
|     | Atenuación           | -6.69 | -2.22 | <b>0.0449</b> | 0.22           | 0.2581                   |
| NTI | Vegetación           | -0.49 | -3.23 | <b>0.0066</b> | 0.4            | 0.968                    |
|     | Atenuación           | -4.75 | -2.4  | <b>0.032</b>  | 0.25           | 0.8661                   |
| PD  | Vegetación           | 98.85 | 1.52  | 0.1529        | -              | 0.2891                   |
|     | Atenuación           | 797.1 | 1.002 | 0.334         | -              | 0.4356                   |

*Dispersión del nicho acústico en función de la estructura filogenética (hipótesis c)*

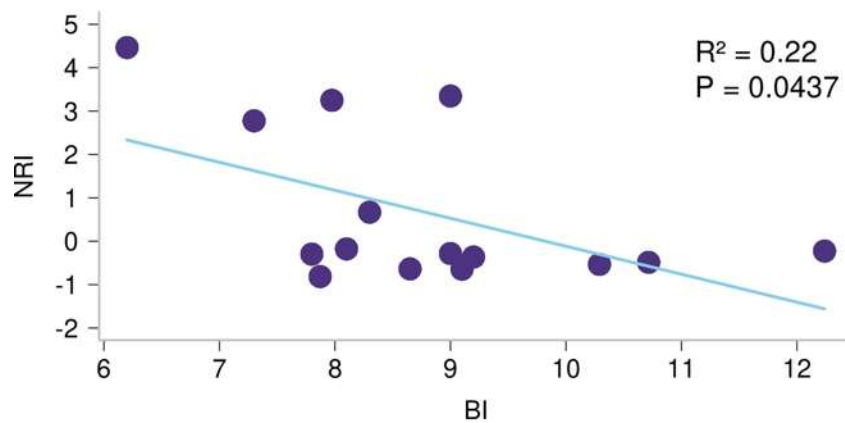
El NRI, más no el NTI, mostró una dependencia negativa con el BI explicada por un 22 % (Tabla 3, Figura 4). Este resultado indica que mientras mayor sea la dispersión del nicho acústico los patrones de estructura filogenética tienden hacia la sobredispersión. Ninguna de las medidas de estructura filogenética estuvo relacionada al ACI.



**Figura 3.** Gráficas de dispersión que muestran la dependencia de los índices de estructura filogenética (NRI y NTI) en función de a, b) la vegetación y c, d) la atenuación excesiva. La línea de tendencia fue obtenida a partir de los modelos de regresión lineal simple.

**Tabla 3.** Resultados de las regresiones simples de los índices de estructura filogenética (índice de relación neta, NRI; índice del taxón más cercano, NTI) en función de los índices bioacústicos (índice bioacústico, BI; índice de complejidad acústica, ACI);  $m$  es el valor de la pendiente,  $t$  es el estadístico de prueba,  $P$  es el valor de probabilidad,  $R^2$  es el coeficiente de variación explicada y  $P$  (residuales) es el valor de probabilidad obtenido de la prueba de normalidad (Sahpiro-Wilk) de los residuales de los modelos.

|     | Variable explicativa | $m$   | $t$   | $P$           | $R^2$ | $P$ (residuales) |
|-----|----------------------|-------|-------|---------------|-------|------------------|
| NRI | BI                   | -0.64 | -2.23 | <b>0.0437</b> | 0.22  | 0.2203           |
|     | ACI                  | 0     | 0.01  | 0.9909        | -     | 0.0007           |
| NTI | BI                   | -0.4  | -2    | 0.0672        | -     | 0.7452           |
|     | ACI                  | 0     | -0.53 | 0.604         | -     | 0.3357           |



**Figura 4.** Gráfica de dispersión que muestran la dependencia del índice de relación neta (NRI) en función del índice bioacústico (BI), la línea de tendencia fue obtenida a partir del modelo de regresión lineal simple.

## Discusión

De acuerdo con el objetivo de este estudio, encontramos un efecto de procesos relacionados con el nicho en la estructura de comunidades acústicas. Particularmente, nuestros resultados mostraron: 1) el hábitat influye en los patrones de atenuación del sonido, dispersión del nicho acústico y patrones de diversidad y estructura filogenética, 2) la estructura filogenética está explicada por la densidad de la vegetación, y 3) a mayor dispersión del nicho acústico la estructura filogenética tiende hacia la sobredispersión.

La mezquitera, fue el hábitat con mayor cobertura basal, mayor porcentaje de cobertura de dosel, mayor diámetro de dosel, mostrando una mayor densidad de la vegetación y también una mayor atenuación excesiva. La mezquitera tuvo una mayor diversidad de especies vegetales (26 especies) con diferentes formas de vida, como por ejemplo arbustos espinosos, herbáceas, cactáceas (globosas, columnares, rastreras y trepadoras), epífitas, árboles medianos y agaves. Por lo tanto tiene diferentes estratos, lo cual lo hace un hábitat más heterogéneo comparado con los otros hábitats. La mayor atenuación encontrada en la mezquitera ocurre debido probablemente a que en vegetación más densa y compleja existe una mayor densidad foliar, así como sotobosque y presencia de plantas leñosas que se distribuyen en distintos estratos que absorben el sonido y por lo tanto se atenúa más, en comparación con la tetechera y el cultivo que tienen vegetación menos densa y más simple. Este patrón ha sido descrito anteriormente, como por ejemplo en *Turdus merula* se ha encontrado una relación entre la atenuación excesiva y los niveles de densidad foliar en un bosque mixto (Dabelsteen et al., 1993). En la mezquitera se detectó una mayor cantidad de señales acústicas en el tiempo (mayor ACI) y un mayor número de bandas de frecuencia con distintos niveles de dB (mayor BI), lo cual sugiere que hay una mayor dispersión del nicho acústico. También se detectaron patrones de estructura filogenética que tienden hacia la sobredispersión (menor NRI y NTI) y mayor diversidad filogenética (PD). En contraste, el cultivo fue el hábitat menos denso y más abierto, con una menor cobertura basal, menor

densidad foliar, suelo desnudo y estructuras vegetales dispuestas a las orillas de la parcela, mostrando una menor complejidad de la vegetación. En este tipo de hábitat se registraron menos especies vegetales (16 especies) y con únicamente tres formas de vida, tales como herbáceas, cactus columnares, y arbustos espinosos. En el cultivo detectamos menor atenuación debido al menor número de obstáculos respecto a la mezquitera o tetechera y menor dispersión del nicho acústico (menor BI), así como patrones de agrupamiento filogenético (mayor NRI y NTI) y menor diversidad filogenética. Por último, de acuerdo a sus características, tales como un hábitat moderadamente cerrado, una baja densidad foliar pero alta cobertura basal y suelo principalmente de roca, la tetechera mostró una densidad de la vegetación intermedia con respecto al cultivo y mezquitera. En la tetechera se registraron 21 especies y está dominada por cactus columnares y globosos, aunque también se pueden encontrar arbustos espinosos, agaves, bromelias, pequeños árboles y en algunas zonas es posible encontrar *Beaucarnea gracilis*. La tetechera tiene una estructura de la vegetación más homogénea respecto a la mezquitera. Este tipo de hábitat no mostró un patrón definido como el caso de la mezquitera y el cultivo en relación a las variables medidas: los niveles de atenuación fueron iguales que en el cultivo, probablemente por la baja densidad foliar, se detectaron menos señales acústicas en el tiempo con respecto a la mezquitera y el cultivo (menor ACI), el número de bandas de frecuencia fueron iguales que en el cultivo (BI), y al igual que la mezquitera, mostró patrones de estructura filogenética que tienden hacia la sobredispersión filogenética (menor NRI y NTI).

Nuestros resultados sugieren que en hábitats más densos, complejos y heterogéneos (mezquitera), donde los distintos estratos de vegetación ofrecen más sitios de percha que pueden ser usados por especies de aves con distintos hábitos, las señales acústicas tienden a ser diversas y por lo tanto existe una mayor dispersión del nicho acústico. Es decir, que la heterogeneidad de la vegetación puede inducir distintos ambientes de propagación del sonido que favorecen la transmisión de distintos rangos de señales acústicas (Rodríguez et al., 2014). Esto se ve reflejado en la coexistencia de especies

más distantemente relacionadas (i.e. mayor sobredispersión filogenética). En contraste, los hábitats más homogéneos y con baja densidad de la vegetación, como el cultivo, mantienen niveles de atenuación bajos, pero también se reducen los sitios disponibles de percha, con ello también se reduce la dispersión del nicho acústico y como consecuencia coexisten especies cercanamente relacionadas (i.e. agrupamiento filogenético) que comparten características acústicas que pueden ser mejor transmitidas. Dado que en el cultivo hay un patrón de agrupamiento filogenético mostrado con los índices NRI y NTI, es posible inferir que especies cercanamente relacionadas con señales acústicas similares coexisten. Estos resultados apoyan a la hipótesis de adaptación acústica y la partición del nicho acústico según la estructura de la vegetación. De acuerdo a los patrones de densidad de la vegetación mostrados tanto con las medidas tomadas directamente en campo como con las medidas de atenuación excesiva, y los patrones de estructura de la vegetación (heterogénea/homogénea), si la vegetación es muy densa en área foliar como lo es la mezquitera, pero además es heterogénea, serán favorecidos distintos rasgos del sonido. Por un lado en la parte más baja del hábitat en donde la vegetación es muy densa los cantos mejor transmitidos son aquellos de frecuencias bajas con poca modulación (i.e. tonos puros) y con tasas de canto más lentas (Morton, 1975; Slabbekoorn et al., 2002; Kirschel et al., 2009), mientras que hacia la copa de los árboles se emitirán cantos de frecuencias más altas y con distintas tasas de modulación, en ambos casos la tasa de repetición del canto puede ser muy variado. Las especies que encontramos acústicamente activas con mayor frecuencia en la mezquitera fueron: *Columbina inca*, *Columbina passerina*, *Leptotila verreauxi*, *Zenaida macroura*, *Zenaida asiatica*, (Columbidae) *Momotus mexicanus* (Momotidae) las cuales son especies que emiten cantos de baja frecuencia (0.05 – 0.3 kHz) y de tonos puros; *Nyctidromus albicollis* (Caprimulgidae), *Phainopepla nitens* (Ptilonotidae), *Icterus pustulatus* (Icteridae), especies que emiten cantos de frecuencia intermedia (2 – 5 kHz) y de ligeras modulaciones de frecuencia; *Micrathene whitneyi* (Strigidae), *Empidonax traillii* (Tyrannidae) y *Catherpes mexicanus* (Troglodytidae), especies que emiten cantos de

frecuencias más altas (6 – 10 kHz) y con modulaciones de frecuencia más rápidas. Estas especies tienen cantos con frecuencias desde muy bajas hasta muy altas y pertenecen a diversas familias de aves. La presencia de estas especies en la mezquitera explica porqué en este hábitat hay un BI más alto, ya que hay una mayor partición de nichos acústicos y con ello la dispersión filogenética es mayor.

Por otro lado, en un hábitat poco denso, abierto y homogéneo como el cultivo, las condiciones de viento, la mayor temperatura debida a una mayor radiación solar y la ausencia de obstáculos como cajas de resonancia que evitan la reflexión del sonido, favorecen cantos de alta frecuencia con elementos cortos pero repetidos y con rápidas modulaciones de frecuencia, características de cantos que generalmente son transmitidos a largas distancias. En el cultivo encontramos con mayor frecuencia a las siguientes especies: *Peucaea mystacalis*, *Spizella passerina* (Passerellidae), *Molothrus aeneus* (Icteridae), *Passerina caerulea* (Cardinalidae), *Melospiza fusca* (Emberizidae), *Pyrocephalus rubinus* y *Tyrannus vociferans* (Tyrannidae). Estas especies emiten cantos de frecuencias mucho más altas y también de anchos de banda más amplios (3 – 10 kHz), y la estructura de sus vocalizaciones son muy similares, como la presencia de elementos cortos y repetidos, de rápidas modulaciones de frecuencia y de corta duración. Finalmente, en la tetechera, la densidad y heterogeneidad de la vegetación es intermedia y sus niveles de atenuación son como los del cultivo por lo que tiende a mostrar patrones bioacústicos similares a este hábitat. Sin embargo, los patrones filogenéticos son similares a los de la mezquitera, es decir los hábitats conservados tienden a reflejar una información filogenética más diversa. En la tetechera encontramos con mayor frecuencia a las siguientes especies de aves: *Toxostoma curvirostre*, *Mimus polyglottos* (Mimidae), *Melanerpes hypopolius*, *Melanerpes aurifrons* (Picidae), *Campylorhynchus jocosus*, *Catherpes mexicanus*, *Thryomanes bewickii*, *Salpinctes obsoletus* (Troglodytidae), *Icterus pustulatus*, *Dives dives*, *Molothrus aeneus* (Icteridae), *Pheucticus melanocephalus*, *Pheucticus chrysopleus* (Cardinalidae) y *Nyctidromus albicollis* (Caprimulgidae). La

mayoría de estas especies se caracterizan por realizar cantos complejos y de larga duración, con elementos cortos pero diversos, modulados y con rangos de 1.5 – 7.5 Hz.

Los filtros ambientales se definen como aquellas condiciones del ambiente o del hábitat que condicionan la conservación de rasgos de especies de una comunidad (Duarte, 2011). Generalmente se ha propuesto que las comunidades se estructuran en función de filtros ambientales cuando se encuentran patrones de agrupamiento filogenético, ya que las especies comparten rasgos y dependencias por condiciones ecológicas similares (Webb et al., 2002). Sin embargo, los filtros ambientales también pueden causar sobredispersión filogenética por convergencia de rasgos entre especies distantemente relacionadas (Webb et al., 2002). En el caso del cultivo, detectamos patrones de agrupamiento filogenético y menor dispersión del nicho acústico, lo cual puede ser resultado del efecto de filtros ambientales ya que hay un mayor traslape en la frecuencia de las señales acústicas como resultado de la reducción de nichos disponibles para realizar cantos. Los filtros ambientales (agrupamiento filogenético) tienden a ser más importantes en áreas abiertas porque es probable que las especies experimenten adversidades ambientales (Chazdon, 2003, 2008). La adversidad ambiental es aún más importante en sitios abiertos en zonas semiáridas, tal como nuestro sitio de estudio, ya que las condiciones de temperatura, radiación solar y humedad son extremas, probablemente aumentando el efecto de los filtros ambientales.

Evaluar de manera directa la exclusión competitiva por el nicho acústico no es una tarea sencilla, sin embargo, cuando las señales acústicas de las especies de una comunidad no se traslapan en frecuencia, se dice que existe dispersión del nicho acústico como una respuesta a la reducción de la competencia (Farina et al., 2011; Schmidt et al., 2013; Krishnan & Tamma, 2016). De acuerdo a nuestros resultados, la reducida competencia interespecífica inferida mediante niveles altos de dispersión del nicho acústico (BI) sugiere un posible efecto de exclusión competitiva, porque aquellas especies cercanamente relacionadas que se espera que compitan no se observan y como resultado se

detectan patrones de sobredispersión filogenética. Este resultado apoya la hipótesis del nicho acústico, la cual propone que las aves viven en comunidades y para evitar o reducir el traslape acústico debe haber una segregación de frecuencias o de tiempo en sus cantos (Schafer, 1977; Krause, 1993). Se ha sugerido que a diferencia del efecto importante de filtros ambientales en sitios con condiciones adversas, en sitios donde la adversidad se reduce, tales como sitios con mayor cobertura vegetal y más conservados, las interacciones bióticas tal como la competencia se vuelven más importantes (sobredispersión filogenética) (Chazdon, 2003, 2008).

Existen pocos ejemplos en la literatura que expliquen la estructura filogenética de las comunidades desde el punto de vista acústico. Los pocos estudios que existen, encuentran una relación de la dispersión del nicho acústico en función de la diversidad filogenética: en dos estaciones del año, donde la llegada de especies migratorias provoca un mayor agrupamiento filogenético y por lo tanto una menor diversidad filogenética en el invierno a pesar de que la comunidad acústica permanece sobredispersa (Krishnan, 2019) y que las comunidades acústicas que ocupan biomas con condiciones de humedad contrastantes muestran una distribución sobredispersa en el espacio acústico, filogenéticamente convergente (Lahiri et al., 2021). A diferencia de los estudios antes mencionados, en donde se aborda el efecto estacional o de distintos biomas, nuestros hallazgos muestran patrones de agrupamiento y sobredispersión en una escala espacial más reducida.

En general, nuestros datos apoyan tanto la hipótesis del nicho acústico como de la adaptación acústica, y sugieren un papel tanto de filtros ambientales (en hábitats más abiertos) como de la exclusión competitiva (en hábitats más densos y conservados) en la estructura de la comunidad de aves desde el punto de vista acústico. Este estudio nos ofrece información acerca de cómo la estructura de las comunidades acústicas muestran una dependencia por el hábitat y esta podría ser una aproximación para explicar la distribución de las especies a partir de efectos acústicos. Por último, la teoría del nicho ecológico ha considerado por muchos años distintas variables ambientales como las dimensiones que

explican la distribución de una especie (Hutchinson, 1957). Sin embargo, las características acústicas pueden considerarse también una dimensión del nicho ecológico, y por lo tanto, una herramienta potencial para comprender mejor el establecimiento de especies y la estructura de una comunidad. Esto, debido a que en el paisaje sonoro puede haber efectos de competencia o de filtros ambientales, que no son visibles pero que son parte del comportamiento de las especies y que de ello depende su establecimiento.

## Referencias

- Araya-Salas, M. (2020). baRulho: quantifying habitat-induced degradation of (animal) acoustic signals in R. R package version 1.0.0.
- Badyaev, A. V., and Leaf, E. S. (1997). Habitat associations of song characteristics in *Phylloscopus* and *Hippolais* warblers. *Auk* 114:40–46.
- Boelman, N., Asner, G., Hart, P., and Martin, R. (2007). Multi-trophic invasion resistance in Hawaii: bioacoustics, field surveys, and airborne remote sensing. *Ecological Applications* 17: 2137–2144.
- Boncoraglio, G. and Saino, N. (2007). Habitat structure and the evolution of bird song: a meta-analysis of the evidence for the acoustic adaptation hypothesis. *Functional Ecology* 21: 134-142.
- Bradbury, J. W., and Vehrencamp, S. L. (2011). *Principles of animal communication*. 2nd ed. Sunderland, MA, USA: Sinauer Associates.
- Brown, T., and Handford, P. (2000). Sound design for vocalizations: quality in the woods, consistency in the fields. *The Condor* 102: 81-92.
- Brumm, H., and Slabbekoorn, H. (2005) Acoustic communication in noise. *Advances in the Study of Behavior* 35: 151-209.
- Cadotte, M. W., and Davies, T. J. (2016). *Phylogenies in ecology: a guide to concepts and methods*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA.
- Camacho Morales, M. (2001). Monitoreo de las aves silvestres en zona prioritaria de Zapotitlán Salinas, Puebla. Unión de Capturadores, transportistas y vendedores de aves canoras y de ornamento del estado de Puebla AC. Informe final SNIB-CONABIO proyecto No. R121. México D. F.
- Cardoso, G. C., and Price, T. D. (2010). Community convergence in bird song. *Evolutionary Ecology*. 24: 447– 461.

- Catchpole, C.K., (1980). Sexual selection and the evolution of complex songs among European warblers of the genus *Acrocephalus*. *Behaviour*. 74: 149–166.
- Catchpole, C. K., and Slater, P. J. B., (2008). *Bird Song: biological themes and Variations*. 2nd ed. Cambridge (UK): Cambridge University Press.
- Chazdon, R. L., (2003). Tropical forest recovery: legacies of human impact and natural disturbances. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*. 6: 51–71.
- Chazdon, R. L., (2008). Chance and determinism in tropical forest succession: 384–408. In: Carson, W. P., Schnitzer, S. A. (Eds.). *Tropical Forest Community Ecology*. Oxford: Blackwell Scientific.
- Chhaya, V., Lahiri, S., Jagan, M., Mohan, R., Pathaw, N. and Krishnan, A. (2021). Community Bioacoustics: Studying Acoustic Community Structure for Ecological and Conservation Insights. *Frontiers in Ecology and Evolution*. 9: 1-14.
- Dabelsteen, T., Larsen, O.N., and Pedersen, S.B. (1993) Habitat- induced degradation of sound signals: quantifying the effects of communication sounds and bird location on blur ratio, excess attenuation and signal-to-noise ratio in blackbird song. *Journal of the Acoustical Society of America*. 93: 2206 –2220.
- Derryberry, E. (2009). Ecology shapes birdsong evolution: Variation in morphology and habitat explains variation in white-crowned Sparrow song. *The American Naturalist*. 174: 24-33.
- Dooling, R.J. (1982) Auditory perception in birds. *Acoustic Communication in Birds*. 1: 95 –130.
- Duarte L. D. S. (2011). Phylogenetic habitat filtering influences forest nucleation in grasslands. *Oikos*. 120: 208–15.
- Endler, J. A. (1993). Some general comments on the evolution and design of animal communication systems. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*. 340: 215–225.

- Faith, D. P. (1992). Conservation evaluation and phylogenetic diversity. *Biological Conservation*. 61: 1–10.
- Farina, A., and Morri, D. (2008). Source-sink e eco-field: ipotesi de evidenze sperimentali. In: *Atti del X congresso nazionale della SIEP-IALE. Ecologia e governance del paesaggio: esperienze e prospettive*. Bari. 365–372
- Farina, A., Lattanzi, E., Malavasi, R., Pieretti, N., and Piccioli, L., (2011). Avian soundscapes and cognitive landscapes: theory, application and ecological perspectives. *Landscape ecology*. 26: 1257–1267.
- Farina, A., Pieretti, N. & Malavasi, R., 2014. Patterns and dynamics of (bird) soundscape: a 509 biosemiotic interpretation. *Semiotica*. 198: 241–255.
- Hansen, P. (1979) Vocal learning: its role in adapting sound structures to long-distance propagation and a hypothesis on its evolution. *Animal Behaviour*. 27: 1270 –1271.
- Hart, P. J., Hall, R., Ray, W., Beck, A. and Zook, J. (2015). Cicadas impact bird communication in a noisy tropical rainforest. *Behavioral Ecology*. 26: 839–842.
- Hubbell, S. (2001). *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Hutchinson, G. E. (1957). Concluding remarks. *Cold Spring Harb. Symp Quant Biol* 22, 415-427.
- Jetz, W., Thomas, G. H., Joy, J. B., Hartmann, K. and Mooers, A. O. (2012). The global diversity of birds in space and time. *Nature* 15;491(7424):444-8.
- Kembel, S. & Hubbell, S.P. (2006). The phylogenetic structure of a neotropical forest tree community. *Ecology*. 87: 86–99.
- Kembel, S. W., Cowan, P. D., Helmus, M. R., Cornwell, W. K., Morlon, H. and Ackerly, D. D., (2010). *Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology*. *Bioinformatics*. 26: 1463–1464.

- Kirschel, A. N. G., Blumstein, D. T., Cohen, R. E., Buermann, W., Smith, T. B., and Slabbekoorn, H. (2009). Birdsong tuned to the environment: Green hylia song varies with elevation, tree cover, and noise. *Behavioral Ecology*. 20: 1089–1095.
- Krause, B. (1993). The niche hypothesis. *Soundscape Newsl.* 6: 6–10.
- Krishnan, A. and Tamma, K. (2016). Divergent morphological and acoustic traits in sympatric communities of Asian barbets. *Royal Society Open Science*. 3: 160117.
- Krishnan, A. (2019). Acoustic community structure and seasonal turnover in tropical South Asian birds. *Behavioral Ecology*. 30: 1364-1374.
- Kroodsma, D.E. and Candy, R.A. (1985). Differences in repertoire size, singing behavior, and associated neuroanatomy among marsh wren populations have a genetic basis. *Auk*. 102: 439–446.
- Lahiri, S., Pathaw, N. A., and Krishnan, A. (2021). Convergent acoustic community structure in South Asian dry and wet grassland birds. *Biology Open*. 10:bio058612.
- Luther, D. A. (2008). Signaller: receiver coordination and the timing of communication in Amazonian birds. *Biology Letters*. 4: 651–654.
- Malavasi, R. and Farina, A. (2013). Neighbours' talk: interspecific choruses among songbirds. *Bioacoustics*. 22: 33–48.
- Marler, P. (1960). Bird songs and mate selection. In: Lanyon WE, Tavolga WN, editors. *Animal sounds and communication*. Washington (DC): American Institute of Biological Sciences. 7: 348–367.
- Marten, K. and Marler, P. (1977) Sound transmission and its significance for animal vocalization. I. Temperate habitats. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 2: 271–290.
- Martens, M.J.M. (1980) Foliage as a low pass filter: experiments with model forests in an anechoic chamber. *Journal of the Acoustical Society of America*. 67: 66 –72.

- Martens, M. J. M. and Michelson, A. (1981). Absorption of acoustic energy by plant leaves. *The Journal of the Acoustical Society of America*. 69: 303–306.
- McCracken, K. G., and Sheldon, F. H. (1997). Avian vocalizations and phylogenetic signal. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 94: 3833–3836.
- Miller, E. H. (1982). Character and variance shift in acoustic signals of birds. In: Kroodsma DE, Miller EH, editors. *Acoustic communication in birds*. Academic Press. 1: 253–295.
- Miller, E.H. and Baker, A.J. (2009). Antiquity of shorebird acoustic displays. *Auk*. 122: 6-11.
- Morton, E.S. (1975) Ecological sources of selection on avian sounds. *American Naturalist*. 109: 17– 34.
- Naguib, M. (2003). Reverberation of rapid and slow trills: implications for signal adaptations to long range communication. *Journal of the Acoustical Society of America*. 113: 1749–1756.
- Nemeth, E., Winkler, H., and Dabelsteen, T. (2002). Differential degradation of antbird songs in a Neotropical rainforest: Adaptation to perch height? *The Journal of the Acoustical Society of America*. 110: 3263–3274.
- Nicholls, K. A., and Goldizen, A. W. (2006). Habitat type and density influence vocal signal design in satin bowerbirds. *Journal of Animal Ecology*. 75: 549–558.
- Päckert, M., Martens, J., Kosuch, J., Nazarenko, A.A. and Veith, M. (2003). Phylogenetic signal in the song of crests and kinglets (Aves: *Regulus*). *Evolution*. 57: 616–629.
- Payne, R.B. (1986). Bird songs and avian systematics. *Current Ornithology*. 3: 87–126.
- Pieretti, N., Farina, A., and Morri, D. (2011). A new methodology to infer the singing activity of an avian community: The acoustic complexity index (ACI). *Ecological Indicators*. 11: 868–873.
- Price, J.J. and Lanyon, S.M. (2002). Reconstructing the evolution of complex bird song in the oropendolas. *Evolution*. 56: 1514–1529.

- R Core Team, (2022). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Richards, D.G., and Wiley, R.H., (1980). Reverberations and amplitude fluctuations in the propagation of sound in a forest: implications for animal communication. *American Naturalist*. 115: 381–399.
- Rodriguez, A., Gasc, A., Pavoine, S., Grandcolas, P., Gaucher, P. and Sueur, J. (2014). Temporal and spatial variability of animal sound within a neotropical forest. *Ecological Informatics*. 21: 133–143.
- Rzedowski, J. (1978). *Vegetación de México*. LIMUSA, Mexico D. F., MX.
- Schafer, R. M. (1977). *The Soundscape*. Destiny Books, Rochester, VT.
- Schmidt, A. K. D., Römer, H., Riede, K. (2013). Spectral niche segregation and community organization in a tropical cricket assemblage. *Behavioral Ecology*. 24: 470–480.
- Seddon, N. (2005). Ecological adaptation and species recognition drive vocal evolution in Neotropical suboscine birds. *Evolution*. 59: 200–215.
- Slabbekoorn, H. & Smith, T. B. (2002). Habitat dependent song divergence in the little greenbul: an analysis of environmental selection pressures on acoustic signals. *Evolution*. 56:1849-1858.
- Slater, P.J.B. (1983). The study of communication. *Animal Behaviour* (eds T.R. Halliday & P.J.B. Slater). Blackwell Scientific. 2: 9–42.
- Tobias, J. A., Aben, J., Brumfield, R. T., Derryberry, E. P., Halfwerk, W., Slabbekoorn, H. and Seddon, N. (2010). Song divergence by sensory drive in Amazonian birds. *Evolution*. 64: 2820–2839.
- Tucker, C. M. , Cadotte, M. W. , Carvalho, S. B. , Davies, T. J. , Ferrier, S. , Fritz, S. A. , Grenyer, R. , Helmus, M. R. , Jin, L. S. , Mooers, A. O. , Pavoine, S. , Purschke, O. , Redding, D. W. , Rosauer, D. F. , Winter, M. and Mazel, F. (2017). A guide to phylogenetic metrics for conservation, community ecology and macroecology. *Biological Reviews*. 92: 698–715.

- Vellend, M., Cornwell, W. K., Magnuson-Ford, K. and Mooers, A. (2011). Measuring phylogenetic biodiversity. *Biological diversity*.
- Villanueva-Rivera, L., and Pijanowski, B. (2018). Soundecology: Soundscape Ecology. R package version 1.3.3.
- Webb, C. O., Ackerly, D. D., McPeck, M. A. and Donoghue, M. J. (2002). Phylogenies and community ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 33: 475-505.
- Webb, C. O., Ackerly, D. D. and Kembel, S. W. (2008). Phylocom: software for the analysis of phylogenetic community structure and trait evolution. *Bioinformatics*. 24: 2098-2100.
- Wiley, R.H. (1991) Associations of song properties with habitats for territorial Oscine birds of eastern North America. *American Naturalist*. 138: 973 – 993.
- Wong, S., Parada, H. and Narins, P. M. (2009). Heterospecific acoustic interference: effects on calling in *Oophaga pumilio*. *Biotropica*. 41: 74–80.
- Yasukawa, K. (1989) The cost and benefits of a vocal signal: the nest-associated ‘chit’ of female red-winged blackbird, *Agelaius phoeniceus*. *Animal Behaviour*. 38: 866 – 874.

**Tabla S1.** Valores de la prueba de normalidad de Shapiro-Wilk para los índices filogenéticos (PD, NRI, NTI), índices de dispersión del nicho acústico (BI y ACI), de estructura de la vegetación (vegetación) y de atenuación. W = estadístico de prueba de Shapiro-Wilk, P = valor de probabilidad.

|            | W    | P      |
|------------|------|--------|
| PD         | 0.95 | 0.5183 |
| NRI        | 0.74 | 0.0007 |
| NTI        | 0.95 | 0.4584 |
| BI         | 0.95 | 0.5337 |
| ACI        | 0.95 | 0.5533 |
| Vegetación | 0.94 | 0.3418 |
| Atenuación | 0.97 | 0.7965 |

## **Anexo**

### *Artículo de divulgación*

Morán Titla, C. D. y González Zaragoza, C. (2022). El mejor lugar para cantar: hipótesis de adaptación acústica en aves. *Elementos BUAP*. 126: 81 – 88.

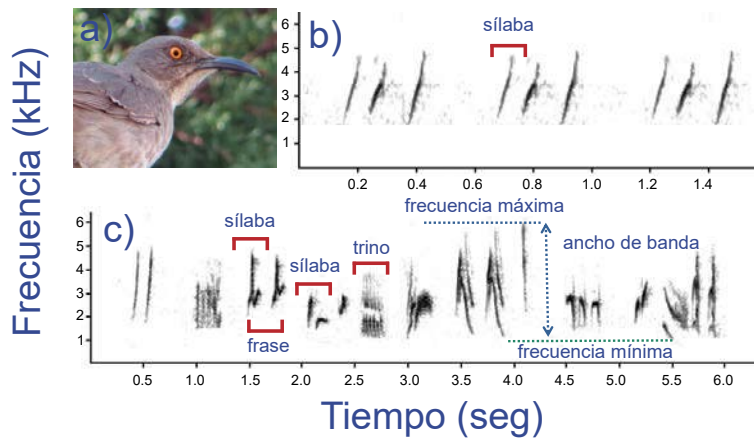
# El mejor lugar para cantar: hipótesis de adaptación acústica en aves

Christian Daniel **Morán Títla**  
Clementina **González**

## ¿POR QUÉ CANTAN LAS AVES?

El origen de los cantos en el ser humano podría ser incierto, incluso la finalidad del canto también lo puede ser; sin embargo, a lo largo de la historia el canto ha jugado un papel importante en la cultura de distintas sociedades con fines religiosos o festivos. El canto en el ser humano está provisto de un mensaje que será expresado por un intérprete. El intérprete puede ser el mismo autor o algún otro músico y las características de ese canto serán tan complejas como sea la cultura, tiempo y espacio en el que se realiza. Algunas personas tendrán preferencia por la letra de la canción, por la armonía o quizá solo por el ritmo. Sin embargo, la interpretación del canto de un ave nos resulta más compleja, puesto que no se conoce “el idioma ave”. Para poder entender o interpretar el mensaje que transmiten las aves a través de sus cantos, a partir de la década de 1970 varios investigadores se han dedicado a realizar indagaciones exhaustivas, a través de la observación y la experimentación, para comprender los procesos biológicos y evolutivos involucrados en el uso del sonido por las aves. Más tarde, la investigación que ha resultado del estudio del canto en aves ha sido aplicada a otros grupos biológicos donde la comunicación

**Figura 1.** Espectrogramas de un llamado (b) y un canto (c) de un cuilacoche pico curvo macho (*Toxostoma curvirostre*; a), obtenidos con el software Raven. La escala de grises para cada elemento representa su amplitud o intensidad. Se muestran distintos tipos de sílabas de frecuencias moduladas como los trinos (conjuntos de un mismo tipo de elemento o nota con cortos espacios de tiempo entre ellas). Las medidas espectrales más usadas son la frecuencia máxima, mínima y ancho de banda en Hz (c). Fotografía de Christian D. Morán Titla.



acústica es importante (por ejemplo, murciélagos, cetáceos, anuros, insectos, etc.).

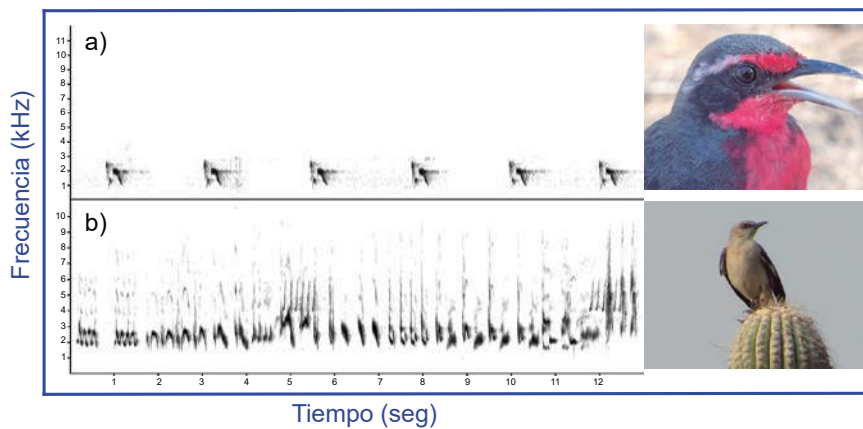
El contexto en el cual las aves cantan es importante porque nos puede dar información acerca de las funciones del canto. De manera general las vocalizaciones en aves se clasifican en dos tipos: llamados y cantos (Figura 1). Ambos tipos de vocalizaciones están conformadas por unidades de sonido conocidas como sílabas (similar al lenguaje humano), las cuales pueden ser simples o complejas; es decir, pueden estar conformadas por uno o varios elementos que son las unidades más pequeñas de una vocalización, con frecuencias moduladas o tonos puros, con elementos repetidos a gran velocidad (trinos), o sin ellos (Figura 1).

En general, los llamados son sonidos de corta duración formados por una o pocas sílabas simples o medianas en complejidad (Figura 1a), o por sonidos mecánicos. Los sonidos mecánicos son aquellos que no son producidos vocalmente, sino por el roce de alguna parte del cuerpo con otra (e. g. saltarines) o con el aire (e. g. algunos colibríes) o por el golpeteo del pico con algún objeto (e. g. aquellos sonidos producidos por la mayoría de los pájaros carpinteros). Los llamados son producidos tanto por machos como por hembras a lo largo del año, generalmente son innatos en todos los grupos de aves y normalmente pueden relacionarse con funciones específicas como vuelo, amenaza, alarma, forrajeo o contacto con parientes u otros

miembros de la misma especie (Catchpole y Salter, 2008). Los cantos, por otro lado, están compuestos por una serie de sílabas y frases (arreglo de sílabas) y son generalmente más largos y más complejos que un llamado (Figura 1c).

Hasta ahora se sabe que los cantos son aprendidos solamente en tres grupos de aves: aves canoras (oscinos), pericos y colibríes. En la mayoría de las aves canoras los cantos son producidos únicamente por los machos regulados por la testosterona. Sin embargo, las hembras de varias especies también cantan y algunas especies lo hacen en parejas, formando duetos elaborados (Mitchell *et al.*, 2019). Por ejemplo, en la matraca nuca canela (*Camphylorhynchus rufinucha*), el macho canta y cuando la hembra responde a ese canto con su propio canto entonces es considerado un dueto y así forman una pareja.

En muchas partes del mundo, pero principalmente en las zonas templadas, el canto de las aves constituye uno de los sonidos más característicos que indica el retorno de la primavera. Siempre hay algún canto a través de todo el año, pero en la primavera los machos de la mayoría de las especies pueden observarse cantando a medida que ocupan y defienden, de otros machos, sus territorios reproductivos. Si son exitosos en atraer hembras, tiene lugar el apareamiento, la anidación y finalmente la reproducción. Esto sugiere que el canto de los machos funciona principalmente, tanto para atraer hembras, como para repeler machos rivales (Marler y Slabbekoorn, 2004).



**Figura 2.** Espectrogramas pertenecientes a la tångara pecho rosa (*Rhodinocichla rosea*), cuyos machos suelen tener cantos relativamente simples y plumajes muy coloridos y vistosos (a), comparados con los de especies con plumajes poco vistosos como los del ceniztle norteño (*Mimus polyglottos*) que emite cantos muy variables y de gran complejidad (b). Fotografías de Clementina González (a) y Christian D. Morán Titla (b).

Existen estudios que han demostrado, para algunas especies, que existe una relación negativa entre la coloración del plumaje y la complejidad de canto. Es decir, una especie con un plumaje pardo, poco vistoso, tendrá cantos muy complejos (Figura 2b). Por el contrario, aves con plumajes vistosos suelen tener cantos más simples (Figura 2a). También se ha observado que los machos de algunas especies que emiten cantos relativamente simples, realizan danzas o despliegues aéreos, junto con el canto, como parte del cortejo, como se ha observado en el papamoscas cardenalito (*Pyrocephalus rubinus*), tordo ojos rojos (*Molothrus aeneus*), semillero brincador (*Volatinia jacarina*) y en varios colibríes como el zumbador canelo (*Selasphorus rufus*).

#### PROPIEDADES DEL SONIDO Y CARACTERÍSTICAS DEL CANTO EN AVES

El sonido puede definirse como la propagación de ondas mecánicas producidas por la vibración de un cuerpo a través de un medio. El sonido consta de tres propiedades principales: amplitud o intensidad, medida en decibeles (dB); frecuencia, medida en Hertz (Hz) o kilohertz (kHz); y tiempo, medido en segundos (s) o milisegundos (ms). Estas propiedades, entre otras, nos ayudan a distinguir auditivamente los distintos elementos que conforman nuestro entorno y nos ayudan a ubicar el lugar donde nos encontramos o la hora del día. Por ejemplo, al conversar con otra persona usamos

modulaciones en nuestra manera de hablar y eso implica subir o bajar el volumen (amplitud), subir o bajar tonos (más agudos o más graves) según sea la intriga de la conversación (frecuencia) y la duración de la conversación (tiempo). Esta capacidad para modular el sonido nos permite comunicarnos eficazmente. Existen diversas maneras de comunicarnos acústicamente, no solo con la voz, sino también con silbidos o de manera mecánica. Con las distintas formas acústicas que tenemos para comunicarnos podemos hacer claras diferencias entre lo que implica un cortejo (recitar un poema o cantar una canción), una conversación o alertar con sonidos clave. Estas capacidades de modular el sonido para una comunicación eficaz y las distintas formas de comunicación acústica también las poseen algunos animales, entre ellos, las aves.

Para poder estudiar los cantos en las aves y cualquier otra señal acústica, es necesario medirlos. Esto se hace a partir de los espectrogramas, que son representaciones visuales del sonido y a partir de los cuales se pueden tomar distintas medidas de frecuencia, amplitud y duración. La generación de los espectrogramas y la medición de los cantos se hace con ayuda de un programa informático especializado después de haber realizado grabaciones en el campo. Las características o medidas más usadas son la frecuencia mínima, frecuencia máxima, frecuencia pico y ancho de banda, las cuales miden la variación en el tono de

los cantos (Figura 1). Las características temporales más usadas son la duración del canto, el tiempo entre cantos o entre sílabas y tasa de canto (número de cantos en función del tiempo). La amplitud es un poco más difícil de cuantificar porque varía dependiendo de la distancia a la cual se realicen las grabaciones.

Las propiedades del sonido de los cantos de las aves nos ayudan a identificar a las especies, incluso ciertas propiedades pueden corresponder a determinados grupos de aves. Por ejemplo, las palomas (familia Columbidae) emiten cantos de bajas frecuencias (graves), con sílabas largas, simples (sin modulaciones de frecuencia) y de baja intensidad. Los saltaparedes (familia Troglodytidae) emiten cantos muy diversos, pero algunas propiedades que los caracterizan son trinos y sílabas con modulaciones de frecuencia en un rango aproximado de 1 a 10 kHz, según sea la especie y generalmente son intensos.

Las perlitas (familia Polioptilidae), algunos colibríes (familia Trochilidae), gorriones (familia Passerellidae) y reinitas o chipes (familia Parulidae), son ejemplos de especies con cantos muy agudos, ya que su rango de frecuencia se encuentra por encima de los 7 kHz. Otras especies como los cuiltacoches, cenizotes y mulatos (familia Mimidae) se caracterizan por imitar el canto de otras especies, lo cual puede ser un problema al momento de identificar su canto justo por imitar a otras especies; sin embargo, también presentan patrones vocales que pueden identificarse en un momento de atenta observación y escucha. Algunas especies emiten cantos monofónicos; es decir, que las sílabas del canto son únicas en el tiempo, mientras que muchas otras especies pueden emitir cantos bifónicos, en los que puede haber más de dos sílabas simultáneas.

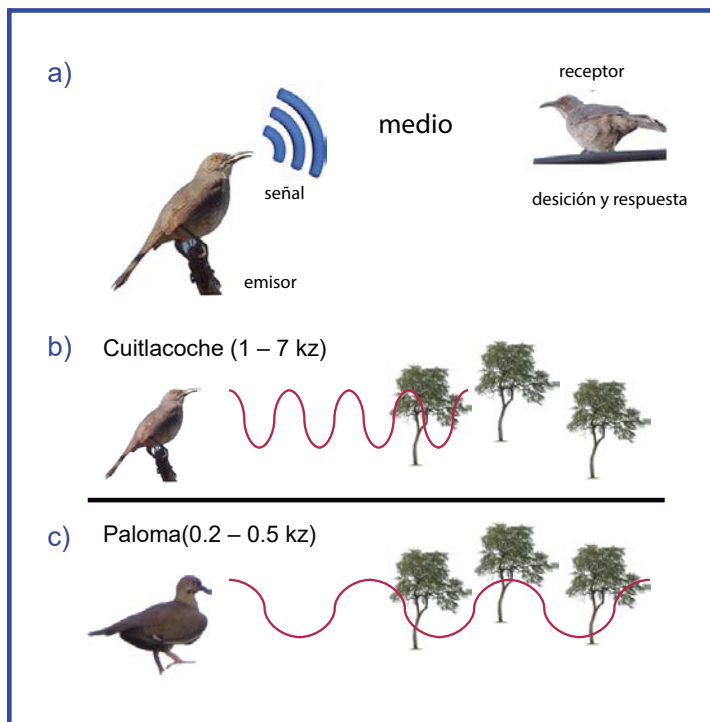
Las propiedades del sonido que presenta cada especie de ave son, en parte, resultado de su historia evolutiva, pero también resultado de ciertas restricciones como la talla corporal, ya que organismos pequeños emitirán sonidos agudos, mientras

que organismos grandes emitirán sonidos graves, el tamaño y grosor del pico, o resultado de procesos adaptativos como, por ejemplo, al tipo de hábitat en el que viven (ver más abajo).

#### **FACTORES QUE MODIFICAN LAS PROPIEDADES DEL SONIDO**

Como se mencionó anteriormente, el sonido se propaga a través de un medio. Existen tres medios por los que puede propagarse el sonido: sólido, líquido y gaseoso. Es común pensar que solo por el medio gaseoso (aire) se propaga el sonido, sin embargo, bajo el agua y a través de un medio sólido también es posible percibir la transmisión de señales acústicas. De hecho, el transmisor de sonido más veloz es el medio sólido debido a su cohesión molecular, ya que mientras más cercanas sean las partículas de un material, más veloz será la propagación de sonido; sin embargo, se pierden más propiedades. El sonido puede perder o modificar sus propiedades según sean las condiciones ambientales en las que sea propagado por dos causas principales: la atenuación y degradación.

La atenuación es el decremento en la amplitud o intensidad de la señal (energía de la señal) por el incremento de la distancia de propagación o por obstáculos que absorben el sonido (Forrest, 1994). Mientras más lejos se encuentre un emisor de un receptor, o si existen obstáculos entre estos, el sonido llegará con menor intensidad. Por ejemplo: supongamos que se quiere contar un secreto a un amigo que se encuentra a 30 cm de distancia, pero hay personas cerca, entonces el mensaje debe ser transmitido con una amplitud (volumen) baja. Sin embargo, si tu amigo se encuentra a 5 m de ti y usas la misma intensidad de sonido, es muy probable que no te pueda escuchar, ya que el sonido perderá intensidad por la distancia. También puede haber un efecto de la atenuación si se usa un cubre bocas al contarle el secreto a tu amigo, aun si se encuentra a poca distancia. La degradación o distorsión se define como la suma de cambios estructurales que las señales acústicas acumulan por la reflexión del sonido en ciertos



**Figura 3.** Esquema que muestra la forma en que se transmite el canto de las aves. La comunicación es la forma en que dos individuos interactúan, y una señal acústica depende de cuatro elementos principales: emisor, mensaje, medio y receptor (a). En rojo están representadas las ondas emitidas por las vocalizaciones de las aves a través de un bosque. Las ondas de frecuencias altas (b) tienen mayor probabilidad de chocar en un obstáculo y ser degradadas, mientras que las frecuencias bajas tienen menor probabilidad de ser degradadas (c) y se transmitirán mejor.

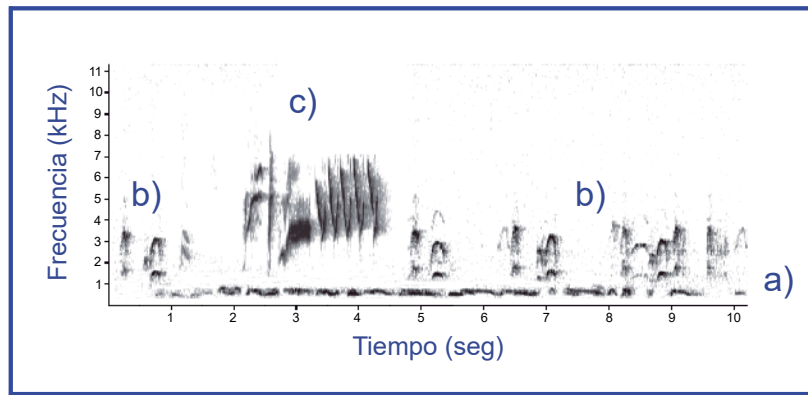
obstáculos que producen ecos o reverberaciones (Morton, 1986). Por ejemplo, si al intentar contar un secreto a 30 cm con la misma intensidad que en el ejemplo anterior, pero justo en ese momento pasa un automóvil tocando el claxon, no se logrará escuchar el mensaje debido a que esa otra señal acústica degradó las propiedades de la voz. También puede ocurrir la degradación si te encuentras platicando con tu amigo en una casa vacía donde se producirá eco. La atenuación y degradación son efectos inherentes al medio por el que se propague el sonido. La atenuación depende tanto de la distancia de emisión del sonido como de los objetos que puedan absorberlo y la degradación depende tanto de los elementos sonoros externos al mensaje como de los objetos que provoquen interferencias. Los sonidos agudos (de alta frecuencia), al tener una mayor cantidad de ondas o ciclos por segundo, tienen mayor probabilidad de chocar con un obstáculo y degradarse que un sonido grave (de bajas frecuencias) (Figura 3). Es más probable que los sonidos graves, al tener menos ciclos por segundo y por lo tanto frecuencias más amplias, evadan los obstáculos en el ambiente, reduciendo su degradación.

Entonces la degradación y la atenuación no solo dependen de las características del ambiente, sino también de las características del sonido emitido. Igual que en la comunicación humana, la atenuación y degradación juegan un papel importante en la forma en que se comunican las aves en la naturaleza, ya que dependiendo de las propiedades que cada especie tenga para cantar, junto con las características del hábitat, será el sitio óptimo para cantar.

#### SEÑALES FAVORECIDAS POR EL HÁBITAT

El hábitat es cualquier lugar en el que un organismo o comunidad de organismos pueden vivir y cuenta con una estructura física que puede modificar la forma en que se propaga el sonido. Algunos hábitats cuentan con estructuras bióticas o abióticas que pueden degradar las señales por absorción del material en el que se refleja el sonido (Figura 3). Para darnos una idea de cómo se degrada el sonido, según sea el material, imaginemos a un cuarteto de cuerdas tocando en un estudio de grabación.

**Figura 4.** Fragmento de una grabación hecha con una grabadora autónoma Audiomoth del paisaje sonoro de una mezquitera de Zapotitlán Salinas, Puebla mostrando parte de la comunidad acústica. Se muestran las vocalizaciones simultáneas de una paloma de alas blancas (*Zenaida asiatica*; a), de un luis bienteveo (*Pitangus sulphuratus*; b) y de un saltapared cola larga (*Thryomanes bewickii*; c).



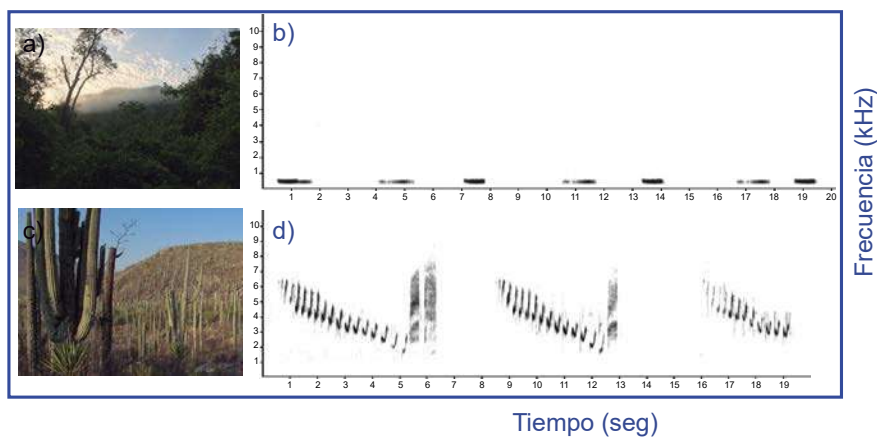
En el estudio las paredes están cubiertas por materiales que absorben el sonido, si no existiera esta cubierta y las paredes de concreto estuvieran desnudas, el sonido de los instrumentos se reflejaría y se generarían repeticiones de ese sonido (ecos), los cuales no son deseados para una grabación. Las cubiertas normalmente están hechas de materiales porosos como el hule espuma, unicel, madera o cartón, que reducen la velocidad con que se refleja el sonido, por lo que minimizan el eco; sin embargo, al mismo tiempo este material absorbe el sonido y lo ensordece (lo atenúa). Por el contrario, si el cuarteto toca en un parque o en un estadio, a poca distancia ya no se escuchará, para lo cual será necesario utilizar micrófonos para amplificar el sonido. En el caso del estudio de grabación, los ecos no son deseados y también se necesita atenuar el sonido, entonces se modifica el medio de propagación, sin embargo, en la naturaleza las aves no pueden modificar el medio de propagación. Los distintos hábitats que podemos encontrar en la naturaleza, como bosques o selvas que cuentan con suficientes árboles de follaje denso y suelo lleno de hojarasca, matorrales espinosos rodeados de grandes cactus columnares, o bien, sitios más abiertos como un desierto o un pastizal, pueden ser una analogía de cómo se transmite el sonido en un estudio de grabación en comparación con un sitio abierto.

El rango auditivo de las aves va desde los 50 Hz hasta los 20 kHz con una mayor sensibilidad entre 1

y 5 kHz (Dooling, 1982). En este rango, las frecuencias bajas son menos degradadas que las altas por la absorción de la vegetación y por efectos atmosféricos (Figura 3; Marten y Marler, 1977). Debido a esto, muchas especies de aves que cantan a frecuencias altas repiten frecuentemente las sílabas para lograr que el sonido llegue hasta su receptor.

#### **HIPÓTESIS DE ADAPTACIÓN ACÚSTICA Y ENSAMBLES DE ESPECIES**

De acuerdo con las propiedades físicas del sonido y con la estructura del hábitat que revisamos en secciones anteriores, se ha considerado al hábitat como uno de los factores que incide en la evolución de los cantos de las aves. El hábitat influye en la manera en que se agrupan las especies de aves y conllevan a la formación de comunidades acústicas. Una comunidad acústica se define como el conjunto de especies que habita un sitio y se comunican acústicamente (Figura 4). Debido a los patrones de degradación de sonido que pueden ocurrir en los distintos hábitats, la hipótesis de adaptación acústica propone que los cantos con frecuencias bajas, cortos, anchos de banda y largos intervalos de tiempo entre sílabas, deberían ser más comunes en hábitats con vegetación densa, comparado con lo que sucede en hábitats más abiertos (Figura 5). Por ejemplo, en una comunidad acústica que se encuentre en un bosque de mezquite o un bosque tropical, donde la vegetación es muy densa, dominarán especies que se caractericen por emitir cantos de bajas frecuencia



**Figura 5.** Los distintos tipos de hábitat favorecen la selección de cantos según sean las condiciones acústicas. En un bosque tropical caducifolio (a), donde la vegetación es densa se favorecen cantos de frecuencias bajas o cantos de amplios anchos de banda. Se muestra una vocalización de la paloma arroyera (*Leptotila verreauxi*) que tiene frecuencias muy bajas (b). En áreas abiertas como las zonas desérticas dominadas por cactus columnares (c), se favorecen vocalizaciones de frecuencias más altas y que tienden a ser repetitivas. Se muestra una vocalización del saltapared barranqueño (*Catherpes mexicanus*) que se caracteriza por tener sílabas repetidas de frecuencia descendente (d). Fotografías de Clementina González (a) y Christian Morán Titla (c).

tales como las palomas, trogones, momotos y tinamús o que abarquen amplios anchos de banda (ver más abajo), en contraste con hábitats más abiertos donde dominarán especies que emitan cantos agudos como los gorriones y los chipes (Figura 5). Sin embargo, estas especies también pueden estar en hábitats de follaje denso, pero a diferencia de las palomas y otros grupos, estos se realizan sus cantos desde la copa de los árboles para evitar la degradación del sonido. Las especies que tienen cantos con amplios anchos de banda (abarcen un mayor rango de frecuencia) como los saltaparedes o mímidos, les permite vivir en una variedad de hábitats con diferentes características sin que se degraden o atenúen sus sonidos de manera importante. Esta es una manera de comprender la presencia o ausencia de ciertas especies o grupos de especies en ciertos hábitats.

El espacio acústico, también conocido como nicho acústico, es un recurso definido como el espacio espectral y temporal disponible para realizar una vocalización. De acuerdo a la disposición del espacio acústico, las aves pueden cantar o no, competir con otras especies o ser desplazadas, por lo que la composición de la comunidad acústica depende también de la interacción entre especies. De acuerdo con el proceso de adaptación acústica surge la hipótesis de que ambientes maduros

(aquellos que no han sido modificados durante un largo tiempo) presentarán especies con cantos bien distribuidos en el espacio acústico, donde la competencia por el espacio es mínima (Figura 4). Mientras que ambientes inmaduros (aquellos que están bajo constante modificación como los campos de cultivo) mostrarán mayor competencia por el espacio acústico, es decir es más probable que se traslapen los cantos. El traslape de los cantos implica que dos individuos canten al mismo tiempo y que sus propiedades sean similares, de esta manera es como puede describirse la competencia acústica. Sin embargo, diversas investigaciones han mostrado cómo las distintas especies tienen diversas estrategias para evitar la competencia y por lo tanto el traslape de señales, como por ejemplo: cantar en momentos del día en que otras aves no lo hacen (los tapacaminos suelen cantar en horas muy tempranas del día, antes del amanecer, siendo la única especie que aprovecha ese espacio acústico), realizar cantos en lugares donde otras aves no lo hacen, cantar de manera alternada (esto es un comportamiento poco común) o a distintas frecuencias (Figura 4). Por otro lado, en un medio altamente urbanizado las presiones sobre los sonidos de las aves no son solo las características



© **Angela Arziniaga**. *Chato y los zapatitos de oro*.  
Colodión húmedo, ambrotipo.

físicas del hábitat y la competencia entre especies, sino también la actividad antropogénica que provoca altos niveles de ruido que pueden reducir la eficacia al momento de cantar. En este caso, las estrategias de canto son distintas; por ejemplo, algunas aves han modificado sus cantos haciéndolos más agudos con la finalidad de evitar el ruido (que generalmente es de bajas frecuencias), haciéndolos más largos o emitiéndolos con mayor intensidad para aumentar la probabilidad de ser escuchados.

## CONCLUSIÓN

Como hemos descrito en este trabajo, los cantos en las aves cumplen con funciones fundamentales para su persistencia y han sido moldeados a lo largo de la evolución de los diversos grupos en respuesta a distintos factores como el hábitat. De tal manera que el estudio de las comunidades acústicas es importante para poder entender de qué manera la degradación y modificación que sufren actualmente los hábitats naturales afectan a

las especies. A través del monitoreo acústico podemos estimar el número de especies en un ecosistema y determinar el grado de perturbación que está sufriendo a través de variables como el grado de traslape del nicho acústico entre las especies que lo conforman o la detección de sonidos de origen antropogénico. Actualmente se han desarrollado dispositivos de grabación autónoma que facilitan la recopilación de información acústica del ambiente en cualquier momento del día, por lo que el monitoreo de la biodiversidad y el estudio de las comunidades acústicas es ahora más eficiente. La información acústica, su recopilación por dispositivos, su procesamiento computacional y su interpretación biológica son actualmente elementos potenciales para estimar la biodiversidad de los ecosistemas, por lo que se ha puesto especial atención en su aplicación para programas de conservación. El estudio del sonido en los distintos ecosistemas es una manera de comprender la naturaleza y también de buscar su conservación.

## R E F E R E N C I A S

- Catchpole CK and Slater PJB (2008). *Bird Song: biological themes and variations*. 2nd ed. Cambridge (UK): Cambridge University Press.
- Dooling RJ (1982) Auditory perception in birds. *Acoustic Communication in Birds*, Vol. 1 (eds D.E. Kroodsma & E.H. Miller), pp. 95-130. New York: Academic Press.
- Forrest TG (1994) From sender to receiver: propagation and environmental effects on acoustic signals. *Am Zool* 34(6): 644-654.
- Mitchell LR, Benedict L, Cavar J, Najjar N and Logue DM (2019). The evolution of vocal duets and migration in New World warblers (Parulidae). *Auk* 136(2):1-8.
- Marler P and Slabberkoorn H (2004). *Nature's music: the science of birdsong*. Elsevier San Diego, CA: Academic Press.
- Marten K and Marler P (1977) Sound transmission and its significance for animal vocalization. I. Temperate habitats. *Behav Ecol Sociobiol* 2(3):271-290.
- Morton ES (1986) Predictions from the ranging hypothesis for the evolution of long distance signals in birds. *Behaviour* 99(1/2):65-86.

**Christian Daniel Morán Titla**  
**Clementina González**  
**Instituto de Investigaciones**  
**sobre los Recursos Naturales**  
**Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo**  
[christianbiotitla@gmail.com](mailto:christianbiotitla@gmail.com)  
[clementina.gonzalez@umich.mx](mailto:clementina.gonzalez@umich.mx)