

# **Variabilidad en las vocalizaciones del Hornero (*Furnarius rufus*) en un gradiente urbano-sonoro**

**Camila Walter**

Orientadora: Dra. Lucía Ziegler

Co-orientadora: Dra. Matilde Alfaro

Departamento de Ecología y Gestión Ambiental, CURE, Maldonado.



TESINA PARA OPTAR POR EL GRADO DE LICENCIADA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Mayo, 2026

## RESUMEN

En las últimas décadas se ha visto que el crecimiento de la urbanización ha estado acompañado del aumento del ruido antropogénico. Este constituye un obstáculo para aquellas especies que dependen del canal acústico para la comunicación de sus señales al inhibirlas mediante un fenómeno conocido como enmascaramiento. Dicho fenómeno ha sido ampliamente estudiado en aves y se han evidenciado no solo sus efectos negativos, sino también las estrategias que estos animales pueden utilizar para ajustar sus vocalizaciones frente a los niveles crecientes de ruido antropogénico. En este trabajo se buscó investigar si el Hornero (*Furnarius rufus*), un ave que comúnmente habita en diversidad de sitios con diferentes grados de urbanización presenta variación en la estructura de su canto a lo largo de un gradiente de urbanización en Maldonado, Uruguay. Para ello se grabaron los cantos de horneros en tres sitios con niveles contrastantes de urbanización y de ruido mediante registro acústico pasivo. Se utilizó el índice de Diferencia Normalizada del Paisaje Sonoro (NDSI) como indicador de ruido antropogénico. A partir del análisis de esta información se realizó una descripción de las distintas vocalizaciones del Hornero que no estaban reportadas hasta ahora en la literatura. Se observó que algunas variables acústicas del canto se correlacionan de manera significativa con el nivel de ruido antropogénico en el sitio rural y periurbano, pero no en el urbano. Estos resultados pueden estar indicando que factores como la estructura del ambiente y ruidos de origen biológico y natural pueden estar afectando el canto del Hornero de diferentes formas. Este estudio sirve como una evidencia más de que los suboscines no se encuentran indefensos ante el enmascaramiento de sus señales y aporta información valiosa para la conservación de la biodiversidad.

## ABSTRACT

**Over the past decades, the growth of urbanization has been accompanied by an increase in anthropogenic noise. This represents an obstacle for species that rely on the acoustic channel to communicate their signals, as it interferes with them through a phenomenon known as masking. This phenomenon has been widely studied in birds, and not only its negative effects have been documented, but also the strategies these animals can use to adjust their vocalizations in response to increasing levels of anthropogenic noise. In this study, we aimed to investigate whether the Rufous Hornero (*Furnarius rufus*), a bird that commonly inhabits a variety of sites with different degrees of urbanization, exhibits variation in song structure along an urbanization gradient in Maldonado, Uruguay. To this end, hornero songs were**

recorded at three sites with contrasting levels of urbanization and noise using passive acoustic monitoring. The Normalized Difference Soundscape Index (NDSI) was used as an indicator of anthropogenic noise. Based on the analysis of this information, a description of different Rufous Hornero vocalizations that had not previously been reported in the literature was conducted. It was found that some acoustic variables of the song are significantly correlated with anthropogenic noise levels in rural and peri-urban sites, but not in urban ones. These results may indicate that factors such as habitat structure and biologically and naturally derived sounds may be affecting hornero song in different ways. This study provides further evidence that suboscines are not defenceless against the masking of their signals and contributes valuable information for biodiversity conservation.

## INTRODUCCIÓN

Según datos de las Naciones Unidas (United Nations 2019) el número y tamaño de las áreas urbanas continúa y continuará en crecimiento, lo que se traduce, entre otras presiones, en un aumento de los niveles de ruido de origen antrópico. El ruido se define como un sonido no intencional que en muchas ocasiones puede reducir la eficiencia de las comunicaciones (Farina 2014). En décadas recientes se ha observado que particularmente el ruido antropogénico puede tener efectos potencialmente severos sobre diferentes taxa, tanto a nivel individual, poblacional como comunitario (Barber et al. 2010). Los ambientes naturales no son necesariamente "silenciosos", pero el tipo de sonidos que dominan en cada ambiente es lo que los caracteriza y define en términos del paisaje sonoro o de su huella acústica (Brumm & Slabbekoorn 2005). Estos sonidos se dividen en tres categorías según si su origen es biótico (biofonías), geológico (geofonías) o antrópico (antropofonías) (Pijanowski et al. 2011). Actualmente las antropofonías son en muchos casos el principal causante de reducir las oportunidades de percibir sonidos de origen natural en los ambientes terrestres (Barber et al. 2010). Este efecto de inhibición de los sonidos es conocido como "enmascaramiento" (*masking* en inglés; Klump 1996; Barber et al. 2010). Dado que el ambiente acústico es un sistema interconectado de redes de información y sonidos adventicios, el enmascaramiento de las señales acústicas puede traer consecuencias negativas importantes en los animales que las utilizan (Barber et al. 2010; Francis & Barber 2013; Dooling & Leek 2018), tanto a nivel de individuos (reducción del *fitness*) como a nivel de poblaciones (efectos sobre sus dinámicas y viabilidad) (Kight & Swaddle 2011; Gil & Brumm 2014). A pesar de esto, diversos estudios en bioacústica han

demostrado que los animales no siempre se encuentran indefensos ante el enmascaramiento de sus señales, sino que presentan una variedad de soluciones a este problema (Brumm & Slabbekoorn 2005; Brumm & Zollinger 2013; Dooling & Leek 2018). La estrategia más conocida y registrada es la regulación de la amplitud (intensidad de la señal) dependiendo del ruido de fondo, un fenómeno conocido como efecto Lombard (Brumm & Zollinger 2011). Otras estrategias que pueden acompañar este fenómeno pueden ser modificaciones en la frecuencia (Hu & Cardoso 2010), cambios en la duración de las vocalizaciones o de sus componentes (Ríos-Chelén et al. 2013), aumento en la redundancia de las señales (Lengagne et al. 1999; Brumm & Slater 2006), reposicionamiento (aproximarse u orientarse hacia el emisor o receptor así como también alejarse de la fuente de ruido; Dooling & Leek 2018), vocalizar durante períodos menos ruidosos (Fuller et al. 2007) e incluso el aislamiento cognitivo de las señales recibidas (Hulse et al. 2002).

Las aves son animales que utilizan el canal acústico para comunicar diversidad de señales, las cuales pueden clasificarse en cantos y llamadas (Catchpole & Slater 2008). Los cantos suelen ser más largos y complejos, y en la mayoría de los casos son emitidos por los machos en la época reproductiva para atraer pareja y defender su territorio (Catchpole & Slater 2008). En cambio, las llamadas son producidas por ambos sexos, tienen una duración menor, son más simples y suelen emitirse en contextos específicos como el vuelo o la presencia de una amenaza (Catchpole & Slater 2008). Es entonces esperable que el enmascaramiento de ambos tipos de señales pueda traer consecuencias negativas para las funciones que cumplen. En algunos casos dichas consecuencias pueden incluso llegar a ser letales, como se ha registrado en el caso particular de la inhibición de llamadas de alarma (Caro 2005; Zhou et al. 2019). Es por esto que el ruido antropogénico se ha convertido en un desafío para la comunicación intraespecífica de muchas especies de aves.

Estudios en diferentes especies de oscines (aves cantoras) presentes en ambientes urbanizados han mostrado que el canto de estas aves varía según los niveles de ruido antropogénico de los diferentes ambientes (Slabbekoorn & den Boer-Visser 2006; Mendes et al. 2011; Mendes et al. 2017; Juárez et al. 2021). Particularmente en entornos urbanos, algunas especies muestran un grado considerable de adaptación, sugiriendo que la plasticidad del canto facilita ajustes vocales (término utilizado por Patricelli & Blickley 2006) que contribuyen a reducir el enmascaramiento (Proppe 2011; Mendes 2017; Gentry et al. 2018). Podría pensarse que aquellas aves que no desarrollan sus cantos mediante el aprendizaje (mayoría de los suboscines) carecen de las capacidades vocales de los oscines para ajustar sus vocalizaciones al ruido antropogénico, pero estudios realizados en diferentes especies han encontrado que algunos suboscines no solo son capaces de utilizar estrategias diferentes para superar este obstáculo (Ríos-Chelén et al. 2012), sino que además algunas especies presentan una mayor complejidad morfológica del aparato vocal

conocido como siringe (García et al. 2017). Si bien sucede en menor medida en comparación con los oscines, algunos trabajos han dejado en evidencia que los suboscines también pueden realizar ajustes en el canto bajo estas circunstancias (Gentry et al. 2018), modificando dicha señal acústica entre ambientes y según el momento del día (Ríos-Chelén et al. 2012). Estas son algunas fuentes de evidencia a favor de que los suboscines también serían capaces de alterar sus vocalizaciones y evitar el enmascaramiento de sus señales.

El hornero (*Furnarius rufus*) es un passeriforme Neotropical de la familia Furnariidae que forma parte del grupo de los suboscines (aves clamadoras). Es un ave sexualmente monocromática (Diniz et al. 2016) y monógama que habita ambientes abiertos (Fraga, 1980). Se trata de una especie que se alimenta principalmente de insectos y otros invertebrados, forrajeando típicamente en el suelo en espacios donde puede caminar con facilidad (Fraga 1980). Es por esto que es común encontrarlo en lugares urbanizados en los que hay césped. Es conocido por su característico nido de barro con forma de domo en el que tanto la hembra como el macho participan en su construcción (Daguerre 1921; Fraga 1980).

Los horneros son territoriales, y estos territorios son defendidos durante todo el año por ambos integrantes de la pareja (Fraga 1980; Diniz et al. 2018). En los conflictos territoriales pueden darse persecuciones, peleas y muchas vocalizaciones (Fraga 1980). Los cantos en esta especie son en su mayoría duetos (Diniz et al. 2019) ya que estos cumplen un papel fundamental en la defensa del territorio de la pareja contra co-específicos (Diniz et al. 2018; Diniz et al. 2019; Diniz et al. 2020; Montesana et al. 2020; Montesana et al. 2024). Estos duetos están conformados por los cantos diferenciales de cada sexo que se superponen, y hasta pueden llegar a formarse coros si los juveniles de la temporada anterior aún permanecen en el territorio de los padres (Roper 2005; Diniz et al. 2018).

Estudios recientes han comparado los duetos de estas aves en un ambiente urbano entre los fines de semana y el resto de los días (que presentan mayores niveles de ruido de origen antropogénico; Diniz et al. 2021). Los resultados mostraron que no existían diferencias considerables en las variables y parámetros acústicos medidos entre los diferentes días, independientemente de las diferencias en los niveles de ruido (Diniz et al. 2021). Sin embargo, es posible que existan diferencias si la comparación se hiciera entre áreas rurales y urbanas ya que pertenecen a distintas poblaciones pudiendo generar distintas adaptaciones (Diniz et al. 2021). De todas formas, se ha visto que en algunas especies no todos los individuos y poblaciones responden de igual manera al ruido antropogénico, por lo que resulta crucial incluir diferentes sitios con diferentes niveles de ruido (Slabbekoorn & den Boer-Visser 2006; Juárez et al. 2021). Por esta razón es que en el presente trabajo proponemos estudiar las vocalizaciones del hornero en un gradiente de urbanización.

Teniendo en cuenta diferentes trabajos donde se ha evidenciado el ruido antropogénico como uno de los factores determinantes en la variabilidad del canto, en este trabajo se propone que existirán diferencias en las señales acústicas del Hornero entre diferentes ambientes con distinto nivel de ruido de origen antrópico. De acuerdo con esta hipótesis se predice que en ambientes con alto grado de urbanización el Hornero desarrollará estrategias sonoras para evitar el enmascaramiento. En particular, se espera que en zonas urbanas las vocalizaciones presenten: (1) una frecuencia más alta que evite el solapamiento con las bajas frecuencias predominantes del ruido antropogénico (Slabbekoorn & Peet 2003; Nemeth & Brumm 2009; Hu & Cardoso 2010); (2) una mayor redundancia como forma de garantizar que se mantenga el mensaje (Lengagne 1999; Brumm & Slater 2006); (3) una menor duración de las notas (Slabekoorn & den Boer-Visser 2006; Proppe et al. 2011) y del intervalo entre estas (Nemeth & Brumm 2009) a modo de aprovechar momentos de menor ruido; y (4) una mayor tasa de emisión de señales (observado en otros vertebrados; Kaiser & Hammers 2009; Ma et al. 2025). Se considera que entender cómo el ruido de origen antrópico afecta la variación en las señales acústicas puede ayudar a ampliar el conocimiento sobre la capacidad de ajuste del canto que pueden tener las aves, y más específicamente los suboscines.

## **OBJETIVOS**

### **Objetivo General:**

Estudiar cómo varían las vocalizaciones de *Furnarius rufus* en un gradiente urbano-rural de ruido antropogénico en el departamento de Maldonado, Uruguay.

### **Objetivos específicos:**

1. Cuantificar y caracterizar las diferentes vocalizaciones del hornero en los tres sitios de muestreo.
2. Describir la señal territorial en sus parámetros temporales y espectrales en los tres sitios.
3. Caracterizar y comparar el nivel de ruido antropogénico entre los tres sitios de muestreo, utilizando el Índice Normalizado del Paisaje Sonoro (NDSI) como métrica/proxi.
4. Analizar estadísticamente la relación entre cada una de las variables acústicas del canto territorial registradas con el ruido antropogénico.

## METODOLOGIA

### Área de estudio

El área de estudio se ubica en el Departamento de Maldonado, Uruguay. En dicho departamento se seleccionaron tres ambientes con diferentes grados de urbanización (Fig. 1): uno urbano, uno periurbano y uno rural que se describen a continuación.



**Figura 1.** Imágenes satelitales del área de estudio ubicada en el departamento de Maldonado. Los marcadores rojos indican los sitios donde fueron colocados los grabadores. a) se observan los tres sitios de muestreo, que se detallan en los siguientes paneles; b) sitio urbano ubicado en el Centro Universitario Regional del Este, ciudad del Maldonado, c) sitio periurbano ubicado en el Ecoparque La Alameda, ciudad de San Carlos, y d) sitio rural, campo privado próximo a Paso Dutra. Imágenes obtenidas de Google Earth.

### Sitio Urbano

Como sitio urbano (Urb) se seleccionó el predio del Centro Universitario Regional del Este ( $34^{\circ}54'51.8''S$   $54^{\circ}56'33.3''W$ , Fig. 1b) ubicado por calle Tacuarembó entre Av. Artigas y Aparicio Saravia en la ciudad de Maldonado. El predio cuenta con  $4000\text{ m}^2$ , en donde se ubican dos edificios de  $2.000$  metros cúbicos ( $40 \times 50$  metros de planta y  $9,50$  metros de altura; FCEA s.f.; Lenzi & Toledo 2012). Posee una secuencia de espacios exteriores abiertos al paisaje con acceso universal sin barreras arquitectónicas. En estos espacios exteriores se puede encontrar vegetación de diferentes tipos y alturas, así como también una cañada que atraviesa el predio delantero. Sus características exteriores lo hacen un

lugar idóneo para la colonización de diferentes aves, entre ellas el hornero, que se lo puede ver utilizando estructuras del edificio para la construcción de sus nidos. Adyacentes al predio se encuentran unas canchas de fútbol y un centro ecuestre. La calle principal de entrada al edificio presenta alto tránsito vehicular especialmente en horas pico entre las 16hs y las 19hs, ya que conecta arterias de la ciudad de Maldonado entre sí además de ser una de las principales conexiones con La Barra. Al tratarse de un centro de estudios, concurren al mismo diariamente unos 1250 estudiantes y más de 100 docentes (Lenzi & Toledo 2012).

### *Sitio Periurbano*

Como sitio periurbano se eligió el Ecoparque La Alameda (Peri-Urb) ( $34^{\circ}48'07.0''S$   $54^{\circ}54'52.5''W$ , Fig. 1c) en la periferia sur de la ciudad de San Carlos, el cual forma parte del humedal del Arroyo San Carlos. Limita con la Rambla General Artigas que rodea la zona sureste de la ciudad y está bordeado por la ruta que une las ciudades Maldonado y San Carlos. Se encuentra además atravesado por un camino de tierra conocido como Camino a la Alameda, por el cual circulan esporádicamente vehículos motorizados y jinetes. Cercano al lugar seleccionado se encuentra una pista de carreras de caballos, así como algunas edificaciones pequeñas. Constituye así una zona de transición, ya que se encuentra en contacto con sectores urbanos de baja densidad y áreas con menor grado de intervención antrópica. La zona más alejada del humedal presenta una vegetación predominada por pastizal bajo y algunos árboles de altura (principalmente del género *Eucalyptus*) distribuidos de manera espaciada. La presencia de columnas de hormigón alrededor del camino proporciona un lugar ideal para que los horneros construyan sus nidos.

### *Sitio Rural*

Finalmente, como sitio rural (Rur) se seleccionó un campo privado próximo a Paso Dutra (ruta 39) y al Arroyo de Las Cañas ( $34^{\circ}37'25.8''S$   $54^{\circ}51'22.2''W$ , Fig. 1d). Este campo carece de edificaciones y ganado (a diferencia de los campos vecinos), y cuenta con escasa presencia humana. Se caracteriza por tener zonas de césped y pastizal bajo, pequeños parches de plantaciones de árboles exóticos y un gran tamar. Es evidente la presencia de parejas de horneros que anidan principalmente en árboles y en algunos de los muelles contruidos en madera.

## **Reconocimiento y caracterización de señales**

A modo de familiarizarse con las vocalizaciones de la especie se hicieron observaciones previas al muestreo. Para ello se realizaron muestreos puntuales cercanos a

nidos habitados, así como también grabaciones de prueba. Se identificaron diferentes tipos de vocalizaciones y se observaron en el contexto en que se produjeron a modo de describir un repertorio básico de la especie. Finalmente, se clasificaron las vocalizaciones en seis tipos según sus características y contexto en que fueron emitidas (Tabla 1; ver espectrogramas en Anexo A): canto macho (CM), canto hembra (CH), dueto (D), alarma (AL), agresión (AG) y canto indefinido (CI).

**Tabla 1.** Tipos de vocalizaciones realizadas por los horneros y sus características.

<b>Tipo de vocalización</b>	<b>Características y contexto</b>
Canto Macho	Señal emitida por los machos. Se caracteriza por su finalización en trino.
Canto Hembra	Señal emitida por las hembras. Se diferencia de la de los machos por su finalización en pulsos espaciados.
Canto Indefinido	Con características similares a las anteriores, pero su finalización no permite la identificación del sexo del emisor.
Dueto	Cantos diferenciales de cada sexo que se superponen para la defensa del territorio. Posiblemente cumpla además otras funciones importantes como puede ser la coordinación de la pareja en la reproducción (Hall 2009).
Alarma	Vocalización de alerta ante amenazas. Conformada por un número variable de notas de corta duración y alta frecuencia.
Agresión	Característica durante persecuciones y peleas entre co-específicos. De corta duración y estridente.

## **Diseño de muestreo**

La recolección de datos se realizó entre el 6 y el 20 de Octubre de 2021. Para los registros acústicos se utilizaron tres (uno por sitio) Unidades Autónomas de Registro de sonido (ARUs por sus siglas en inglés) Audiomoth (Open Acoustic Devices). Las grabaciones se realizaron a 48kHz de frecuencia de muestreo, con una profundidad de 16 bits. Cada grabador fue colocado en un lugar elevado (entre 1,5 y 3 m de altura) dentro de cada sitio, de manera que quedaran próximos a nidos de horneros que estaban siendo utilizados durante la temporada reproductiva. Los registros no estuvieron enfocados en una pareja específica, sino que se buscó colocar los grabadores en sitios donde se pudiese captar la actividad vocal de diversas parejas. Para proteger los grabadores de la humedad, estos fueron colocados en bolsas plásticas con cierre hermético y fijados con precintos. Se programaron para grabar durante los primeros 10 minutos de cada hora en dos períodos en el día: entre las 6hs y 10:30hs y entre las 16hs y 20:30hs durante cada día del período de estudio, de forma que abarcaron los períodos de mayor actividad de las aves a lo largo del día.

## **Análisis de señales**

En cada una de las grabaciones se hicieron detecciones manuales. Es en base a estas detecciones que se realizaron los siguientes análisis.

### *Análisis espectral*

Para los registros acústicos se marcó el principio y final de cada vocalización usando la forma de onda y el espectrograma mediante el software Raven Pro 1.6.5 (K. Lisa Yang Center for Conservation Bioacoustics at the Cornell Lab of Ornithology 2024). Se marcaron manualmente todas las vocalizaciones que fueron posibles de reconocer en cada grabación, para así realizar un conteo total de estas en cada sitio y momento del día.

### *Variables acústicas*

Para caracterizar las variables acústicas se seleccionaron diez cantos de cada sexo en cada sitio de los cuales se midieron las siguientes variables mediante el uso de tablas de selección en Raven Pro 1.6.5: frecuencia mínima (F.mín.), frecuencia máxima (F.máx.), frecuencia dominante (F.dom.), duración de nota (DN; sin incluir el trino en los cantos de los machos), duración de trino (DT), duración del intervalo entre notas (IN.), redundancia de notas (R), rango de frecuencia (RF) y tasa de notas (TN) (Tabla 2). Se consideraron solo aquellos cantos que se encontrasen más cercanos al grabador y, por lo tanto, más claros de visualizar en el espectrograma. En cada una de ellas se marcó cada nota individualmente, y en el caso de los machos, el trino se marcó en su totalidad como nota única. Se analizaron

todas las variables acústicas en R 4.5.1 (R Core Team 2025), utilizando los paquetes *seewave* (Sueur et al. 2008) y *tuneR* (Ligges et al. 2023).

**Tabla 2.** Descripción de las variables acústicas extraídas de los cantos territoriales de machos y hembras.

<b>Variables acústicas</b>	<b>Descripción</b>
Frecuencia mínima (F.mín)	Frecuencia más baja de una nota
Frecuencia máxima (F.máx)	Frecuencia más alta de una nota
Frecuencia dominante (F.dom)	Frecuencia en la cual ocurre la mayor potencia
Duración de nota (DN)	Duración de cada nota individual sin incluir el trino
Duración de trino (DT)	Duración del trino en el canto de los machos
Duración del intervalo entre notas (IN)	Duración entre la finalización de una nota y el comienzo de la siguiente
Rango de frecuencia (RF)	Rango entre la frecuencia máxima y la frecuencia mínima de una nota
Tasa de notas (TN)	Cantidad de notas emitidas en un canto sobre la duración total de este
Redundancia (R)	Cantidad de notas emitidas en un canto

### *Ruido antropogénico*

Para caracterizar el ruido antropogénico de cada uno de los ambientes se optó por usar el Índice Normalizado del Paisaje Sonoro (NDSI), el cual se basa en una división teórica de la frecuencia entre antropofonías (1-2 kHz) y biofonías (2-11 kHz) (Kasten et al.

2012; Bradfer-Lawrence et al. 2019). La proporción de los dos componentes da valores de +1 a -1, en donde los valores negativos indicarían la presencia de antropofonías. Para realizar esta caracterización se fragmentaron las grabaciones utilizadas en segmentos de 1 minuto y se obtuvo el valor de NDSI de cada fragmento en R usando los paquetes *seewave*, *tuneR* y *soundecology* (Villanueva-Rivera & Pijanowski 2018).

### *Análisis estadísticos*

Para evaluar las diferencias entre los sitios en cuanto al repertorio vocal (cantidad y tipo de vocalizaciones emitidas) y las variables del canto territorial se hizo una prueba de normalidad Shapiro-Wilk y luego se analizaron las diferencias mediante la prueba de Kruskal-Wallis debido a que los datos resultaron ser no normales en ambos casos. Por último, se hicieron comparaciones par a par entre los sitios mediante la prueba de Wilcoxon. Los resultados de las comparaciones para las vocalizaciones fueron graficados utilizando gráficos de barras, mientras que las comparaciones de las variables se visualizaron con gráficos de cajas. Para estos análisis se utilizaron únicamente las notas que en este trabajo se denominaron tipo 1, ya que son notas que son similares en estructura en machos (M1) y hembras (H1) al inicio del canto. Para evaluar si existieron diferencias significativas entre las variables del canto para las vocalizaciones territoriales y el ruido antropogénico, se realizaron modelos lineales generalizados comparando las variables acústicas (variables dependientes) con el NDSI como variable explicativa para cada uno de los ambientes. Todos los análisis y gráficos fueron realizados utilizando el software R 4.5.1.

## **RESULTADOS**

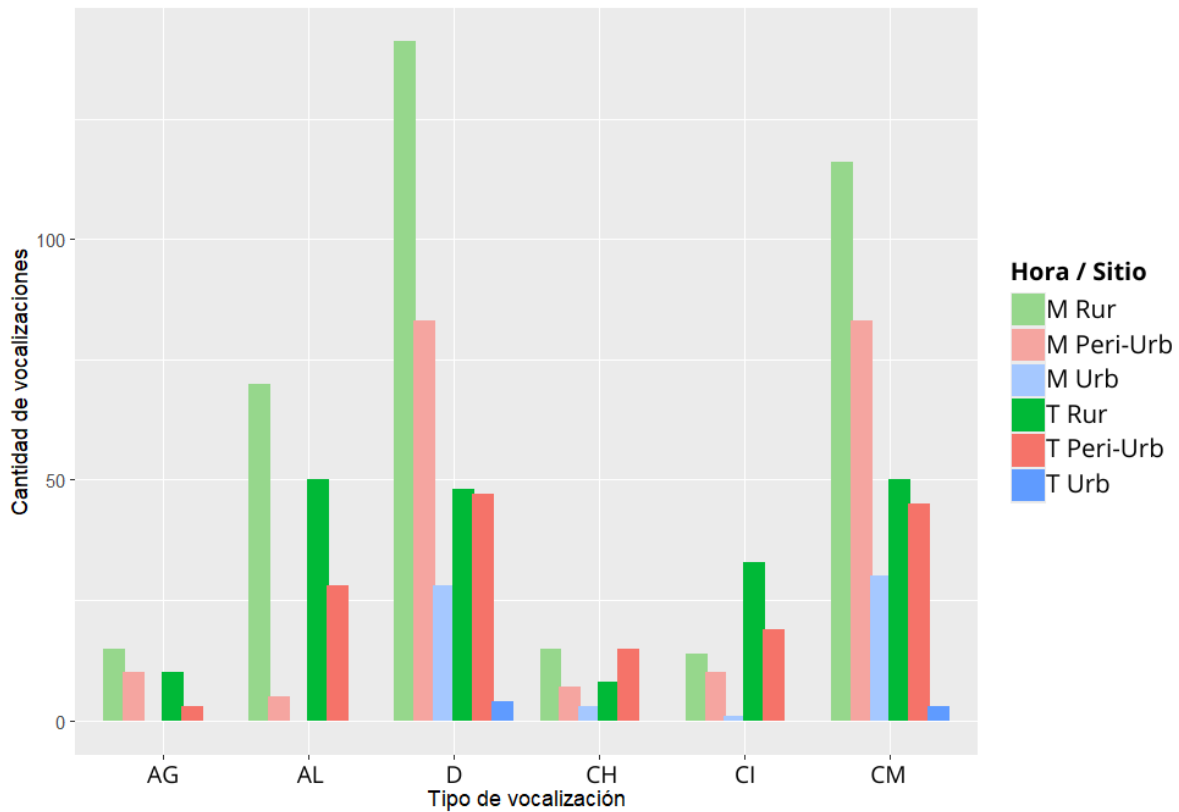
### **Actividad vocal**

Las detecciones de los seis tipos de vocalizaciones fueron más escasas en el sitio urbano (Urb, N= 67). El sitio periurbano (Peri-Urb, N= 355) y el rural (Rur, N= 570) tuvieron un número de detecciones significativamente más alto (prueba de Kruskal Wallis y pruebas pareadas de Wilcoxon, p-valor = <0,001, Rural/Peri-Urb <0,05; periUrb/Urb <0,01; Rur/Urb <0,01). El sitio rural fue el sitio con mayor número de registros en casi todos los tipos de vocalizaciones (Tabla 3 y Fig. 2), siendo las más notorias el Dueto (D, 33,2%), Canto Macho (CM, 29,1%) y Alarma (AL, 21,1%). En Peri-Urb el patrón fue similar [(D, 36,6%), Canto Macho (TM, 36,1%) y Alarma (AL, 9,30%)]. El sitio que le siguió en número fue el periurbano y por último el urbano. Este último además de presentar un número de vocalizaciones significativamente menor, no registró vocalizaciones de los tipos Alarma (AL) ni Agresión (AG) (Fig. 2). Durante la mañana se detectó un total de 62 vocalizaciones en el

sitio urbano, 198 en el periurbano y 371 en el rural. En la tarde se identificaron 8 vocalizaciones en el sitio urbano, 157 en el periurbano y 199 en el rural. Las detecciones de cantos territoriales para ambos sexos en la mañana resultaron ser más abundantes que en la tarde (a excepción de Peri-Urb en la tarde), especialmente para Urb. En base a estos resultados y a los datos obtenidos sobre el NDSI en la tarde (ver “Caracterización acústica de los sitios” más abajo) se decidió utilizar solo los registros de la mañana para los análisis de las variables de los cantos.

**Tabla 3.** Conteo de los diferentes tipos de vocalizaciones en los tres sitios diferenciados entre mañana y tarde. La columna N corresponde al número total de registros para cada tipo de vocalización, mientras que las siguientes columnas corresponden a los conteos diferenciados en mañana (M) y tarde (T) en los sitios rural (Rur), periurbano (Peri-Urb) y urbano (Urb).

Vocalización	N	Rur-M	Rur-T	Peri-Urb -M	Peri-Urb -T	Urb-M	Urb-T
Agresión	38	15	10	10	3	0	0
Alarma	153	70	50	5	28	0	0
Dueto	351	141	48	83	47	28	4
Canto Hembra	48	15	8	7	15	3	0
Canto Macho	327	116	50	83	50	30	3
Canto Indefinido	77	14	33	10	19	1	0



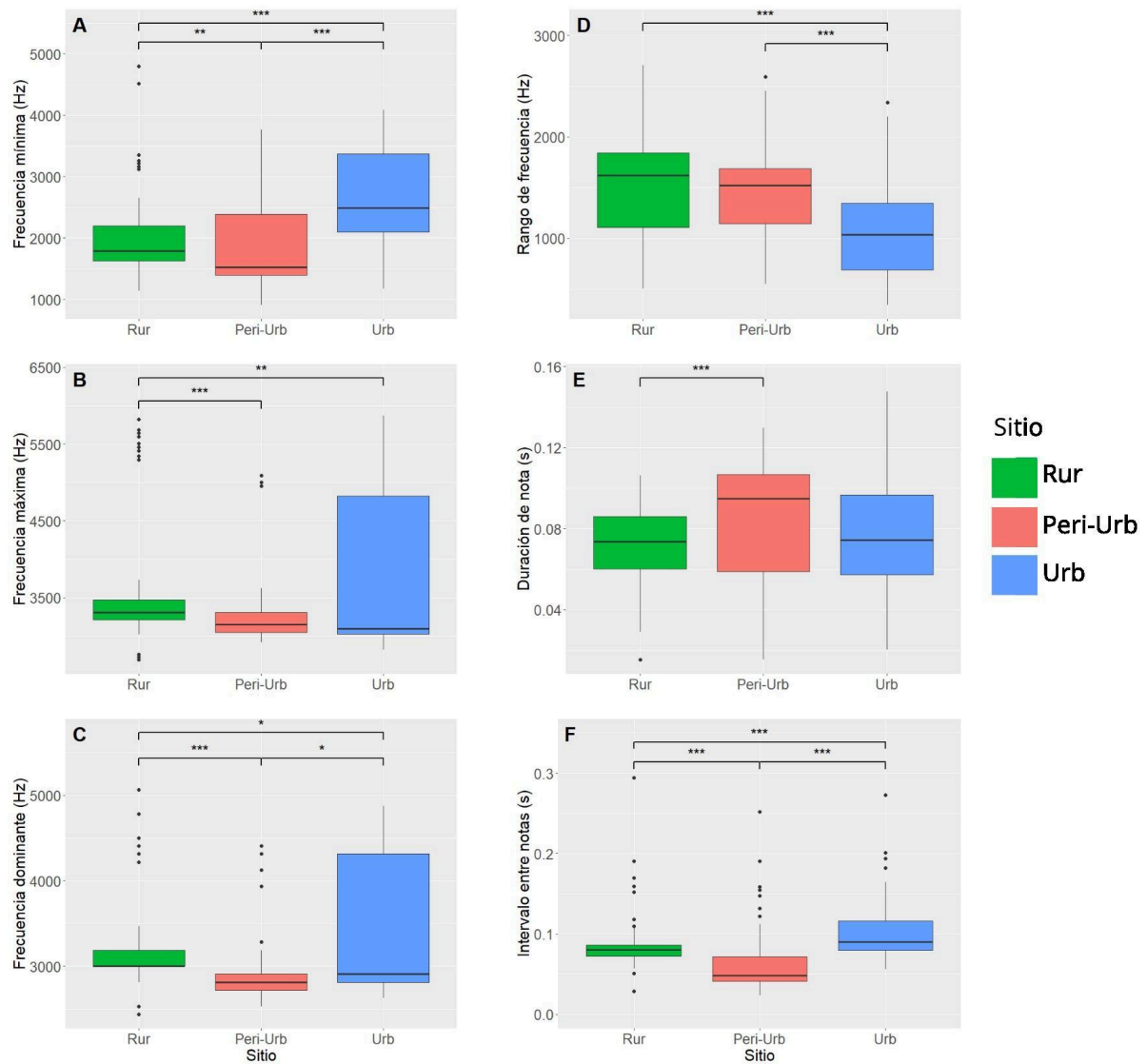
**Figura 2.** Cantidad y tipo de vocalizaciones: Agresión (AG), Alarma (AL), Dueto (D), Canto hembra (CH), Canto indefinido (CI) y Canto macho (CM) en cada sitio (rural (Rur), periurbano (Peri-Urb) y urbano (Urb)).

### **Variables acústicas del canto territorial**

Se encontró que todas las variables espectrales medidas tuvieron diferencias significativas en al menos una de las comparaciones entre los sitios muestreados (Fig. 3). La variable F.mín tuvo diferencias significativas entre los tres sitios (Rur/Peri-Urb  $p < 0,01$ ; Peri-Urb/Urb  $p < 0,001$ ; Rur/Urb  $p < 0,001$ ). La variable F.máx se diferenció entre los sitios Rur/Peri-Urb ( $p < 0,001$ ) y Rur/Urb ( $p < 0,01$ ), pero no entre Peri-Urb/Urb ( $p = 0,894$ ). La frecuencia dominante, F.dom, se diferenció únicamente entre los sitios Rur/Peri-Urb ( $p < 0,001$ ), siendo las diferencias entre Peri-Urb/Urb ( $p = 0,043$ ) y Rur/Urb ( $p = 0,02$ ) no significativas. Cabe destacar que tanto F.máx como F.dom mostraron un rango de valores más amplio en Urb en comparación con los otros sitios. Por último, RF se diferenció entre Rur/Urb ( $p < 0,001$ ) y Peri-Urb/Urb ( $p < 0,001$ ), pero no entre Rur/Peri-Urb ( $p = 0,18$ ).

En cuanto a las variables temporales, solo dos (DN e IN) de las cinco medidas mostraron diferencias significativas (ver Anexo B y C). La variable IN se comportó de manera similar a F.mín, ya que se diferenció entre los tres sitios (Rur/Peri-Urb  $p < 0,001$ ; Peri-Urb/Urb  $p <$

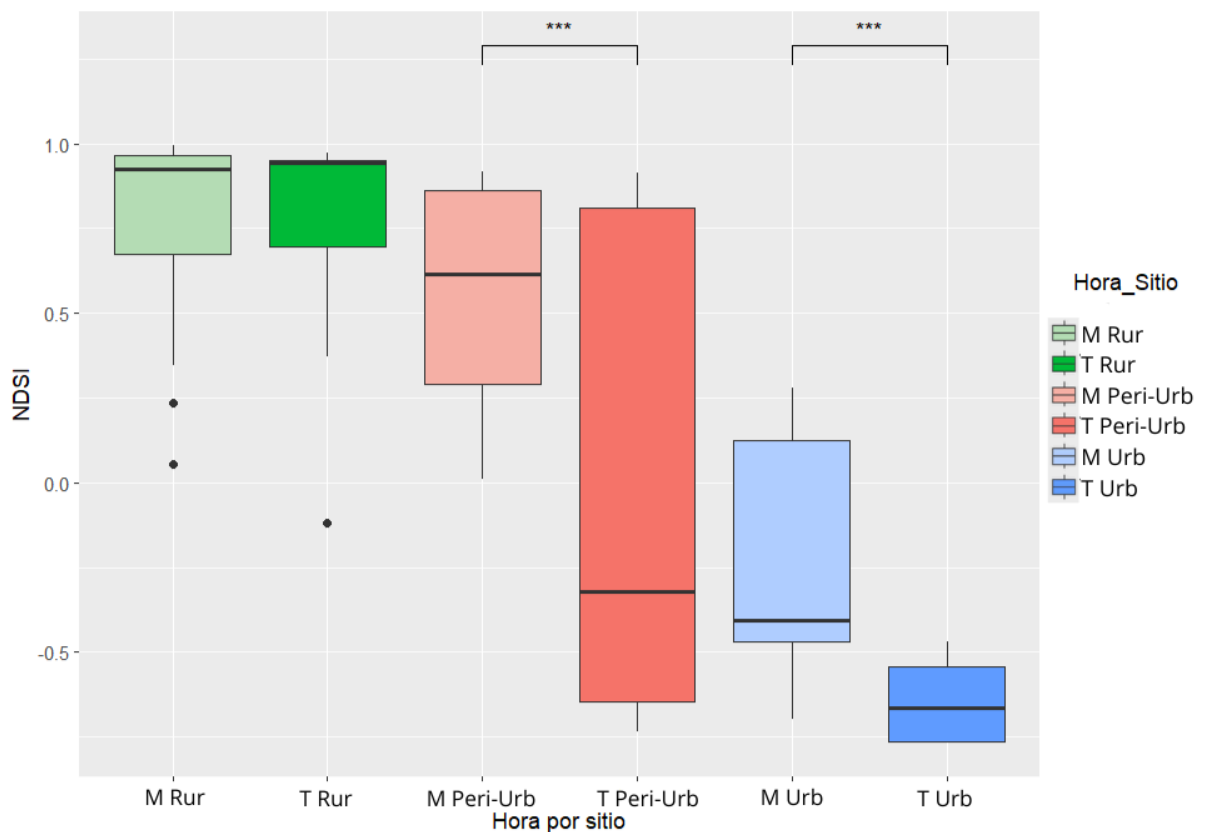
0,001; Rur/Urb  $p < 0,001$ ). La variable DN se diferenci6 solo entre Rur/PeriUrb ( $p < 0,001$ ), siendo las diferencias entre Peri-Urb/Urb ( $p = 0,076$ ) y Rur/Urb ( $p = 0,227$ ) no significativas.



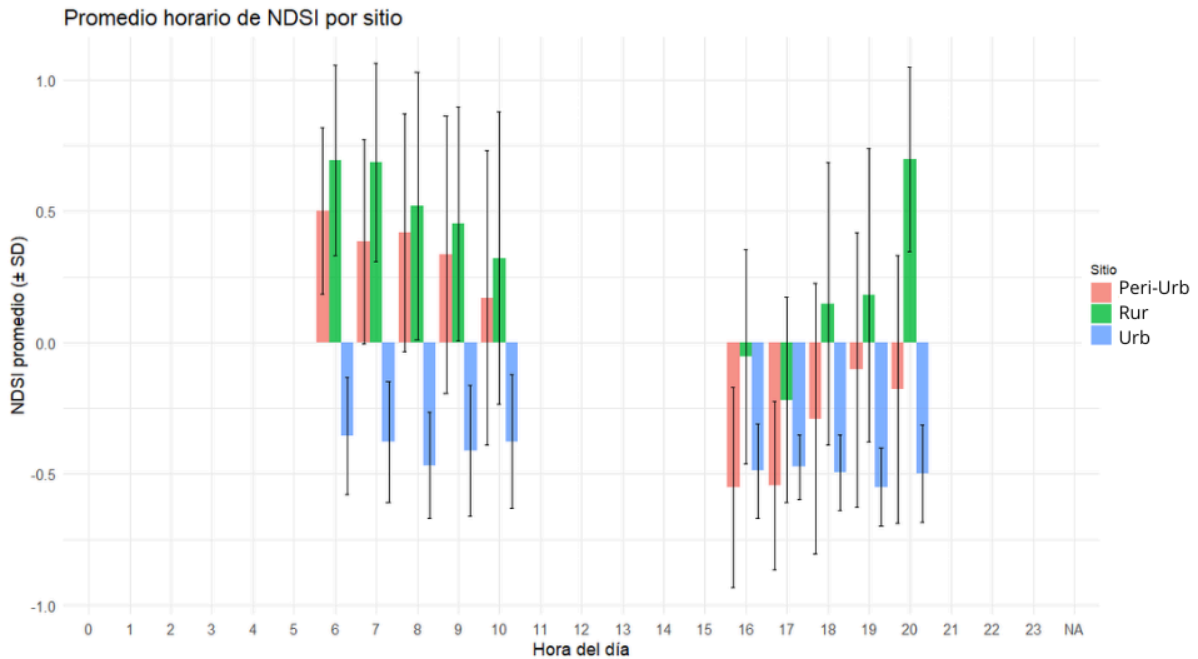
**Figura 3.** Gr ficos de cajas de las variables del canto entre los tres sitios: rural (Rur), periurbano (Peri-Urb) y urbano (Urb) durante la ma ana. Dichas variables corresponden a A) frecuencia m nima, B) frecuencia m xima, C) frecuencia dominante, D) rango de frecuencia, E) duraci6n de las notas tipo 1 y F) duraci6n del intervalo entre estas notas.

### Caracterización acústica de los sitios

El NDSI se comportó según el gradiente esperado a excepción de la tarde en Peri-Urb (Fig.4. y Fig.5.). El sitio urbano presentó los valores más cercanos a -1, mostrando una alta presencia de ruido de baja frecuencia y, por lo tanto, posiblemente de antropofonías. A este sitio le siguió Peri-Urb y Rur, siendo este último el que registró los valores más cercanos a 1. En Rur el NDSI se comportó de manera consistente a lo largo del día, ya que no presentó diferencias significativas entre la mañana y la tarde ( $p = 0,669$ ). En cambio, los sitios Urb ( $p < 0,001$ ) y Peri-Urb ( $p < 0,001$ ) si se diferenciaron significativamente entre mañana y tarde. Durante la tarde, Peri-Urb se comportó de manera particular, abarcando un amplio rango de valores de NDSI. Debido a que el patrón de la tarde en AL es muy variable y no se integra en un gradiente como si lo hace la mañana, se decidió utilizar solo la mañana para los análisis del canto territorial.



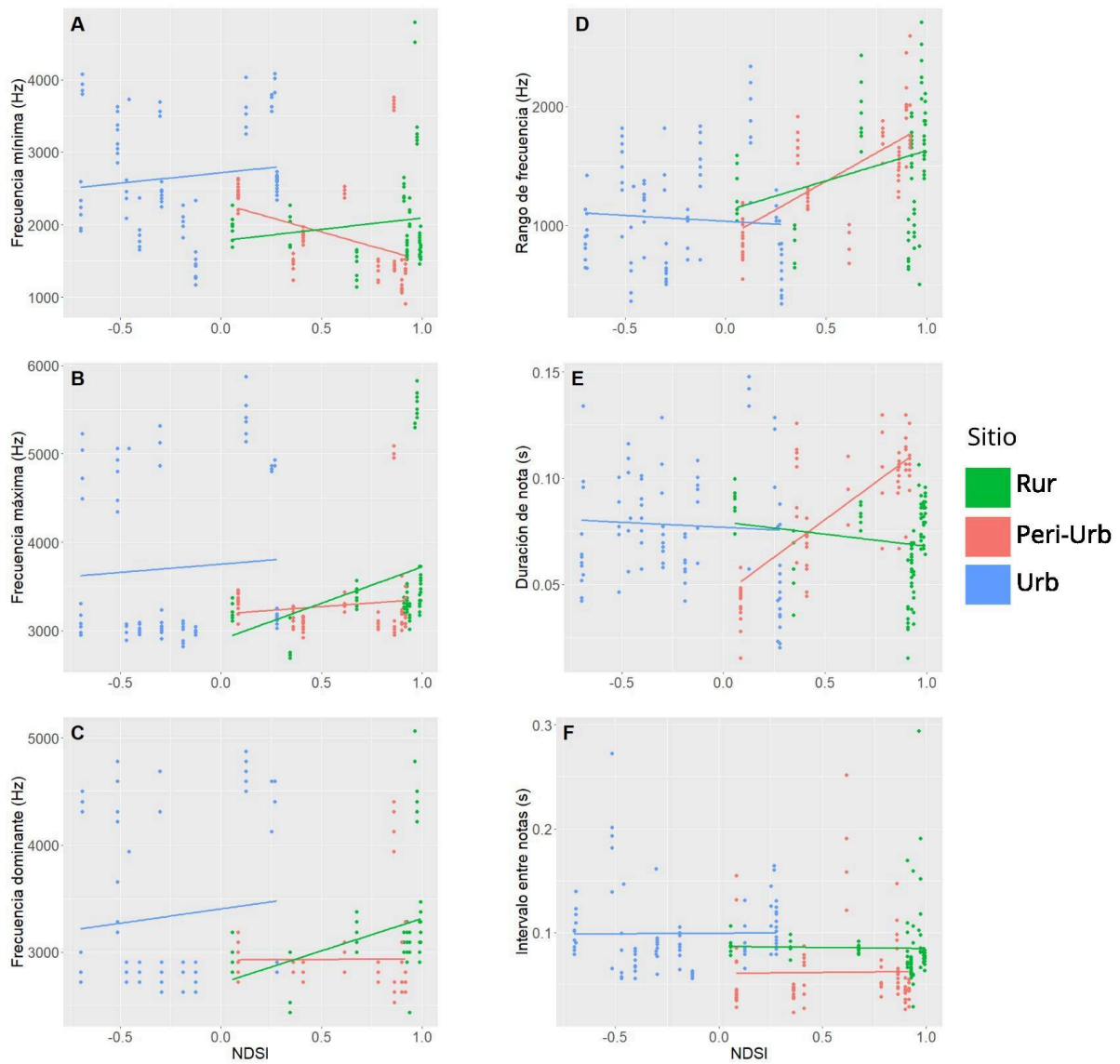
**Figura 4.** Gráfico de cajas que muestra los valores abarcados de NDSI en los tres sitios durante la mañana y la tarde.



**Figura 5.** Histograma con los promedios de NDSI (índice normalizado del paisaje sonoro) de cada sitio por hora en el gradiente rural (Rur), periurbano (Peri-Urb), urbano (Urb). Valores negativos implican predominio de antropofonías y valores positivos biofonías.

### Variables acústicas y NDSI

Al analizar la relación entre el NDSI y las diferentes variables del canto se encontró que el sitio urbano no mostró tendencias significativas en ninguna de las variables del canto (Fig.6.; Anexo D). En cambio, Peri-Urb y Rur sí mostraron correlación entre algunas de las variables medidas y el índice. Las variables F.máx ( $p < 0,01$ ), F.dom( $p < 0,001$ ) y RF ( $p < 0,01$ ) mostraron tendencias positivas significativas en Rur. Por otro lado, en Peri-Urb se observaron tendencias significativas positivas para RF ( $p < 0,001$ ) y DN ( $p < 0,001$ ), pero negativa para F.mín ( $p < 0,001$ ).



**Figura 6.** Regresiones lineales de la relación entre las diferentes variables del canto (específicamente las notas H1 y M1) y el NDSI (índice normalizado del paisaje sonoro) en los tres sitios durante las horas de la mañana. Las variables del canto representadas en el eje vertical corresponden a A) frecuencia mínima de la nota dominante, B) frecuencia máxima, C) frecuencia dominante, D) rango de frecuencia, E) duración de las notas tipo 1 y F) duración del intervalo entre dichas notas.

## DISCUSIÓN

En este estudio se registró por primera vez la variación en las características de las vocalizaciones del Hornero en un gradiente de urbanización, así como correlaciones entre los niveles del ruido antropogénico y algunas variables del canto. Se vio que la actividad vocal acompañó el gradiente, siendo el sitio rural el de mayor actividad vocal. En algunos estudios se ha visto que las densidades de individuos suelen ser mayores y los territorios más reducidos en sitios más urbanizados, resultando en una mayor actividad vocal (Marzluff 2001). Contrariamente, en este trabajo se observó que el sitio más urbanizado fue el sitio que tuvo menor cantidad de vocalizaciones. Una posible explicación es que las aves hayan estado vocalizando en sitios más alejados de las fuentes de ruido antropogénico (y del dispositivo de grabación), o incluso durante diferentes momentos del día. Esto sucede por ejemplo en *Parus major* (Bermúdez-Cuamatzin et al. 2020) y *Erithacus rubecula* (Fuller et al. 2007), cuyos individuos de poblaciones urbanas cantan más temprano que los de poblaciones rurales para reducir la interferencia acústica en lugares con elevados niveles de ruido antropogénico durante el día. De igual manera, el Hornero podría estar modificando su comportamiento para incrementar el éxito en la comunicación de sus señales acústicas (Fuller et al. 2007; Gil & Brumm 2013; Dooling & Leek 2018). Para el caso del hornero, los duetos son el tipo de vocalización más común, las cuales se producen todo el año (Diniz et al. 2018; Montesana et al. 2020), aunque se ha reportado que tienen un pico de emisión durante los períodos pre-reproductivo y de dispersión de los juveniles (Montesana et al. 2024). Si bien se ha observado que las poblaciones de Hornero en sitios urbanos en comparación con sitios rurales presentan un desfase temporal en la época reproductiva (Montesana com. pers.) lo cual podría estar afectando la tasa de emisión de vocalizaciones que se observa en este trabajo, cabe destacar que esta diferencia en el nivel de vocalización entre los sitios no solo se dio entre los duetos si no en todos los tipos de vocalización analizados. Adicionalmente, en el sitio urbano no se registraron señales de alarma ni agresión, lo cual podría estar relacionado con una mayor tolerancia a la presencia humana por habituación, fenómeno observado en algunas especies de aves con poblaciones urbanas (McGiffin et al. 2013; Samia et al. 2017; Smiley 2018).

En cuanto a las características temporales y espectrales del canto, estas se diferenciaron entre los sitios en seis de las nueve variables analizadas, las cuales también mostraron tendencias significativas en relación con los valores de NDSI de los sitios periurbano y rural. En el sitio periurbano se observó que la variable del canto frecuencia mínima disminuyó a medida que aumentó el NDSI, por lo que los horneros estarían cantando con frecuencias mínimas más altas en los momentos de mayor ruido antropogénico. El aumento de la frecuencia en ambientes ruidosos es uno de los

mecanismos más frecuentes y estudiados en aves junto con el aumento de la amplitud, con el que muchas veces se encuentra relacionado (Hu & Cardoso 2010; Slabbekoorn 2013; Gomes et al. 2022; Hao et al. 2024). Este tipo de modificación en las vocalizaciones permite evitar el solapamiento de las señales acústicas con los sonidos de origen antrópico, los cuales suelen ocupar la banda de frecuencia por debajo de los 2 kHz. El rango de frecuencia utilizado por el Hornero según lo registrado en este trabajo se encuentra entre los 0,9 - 6 kHz, lo cual lo convierte en una especie vulnerable a la interferencia por ruido antropogénico. Los registros de frecuencias mínimas en este estudio están en línea con trabajos como el de Hu & Cardoso (2010), en donde se vio que aquellas especies de aves urbanas con frecuencias mínimas intermedias (entre 1-1,5 kHz) tenían una mayor capacidad para elevar dicha frecuencia y evitar el solapamiento. Si bien es una herramienta muy estudiada y utilizada en oscines (Ríos-Chelén et al. 2012; Rivera-Gutierrez 2023), nuestro trabajo constituye una nueva evidencia de que este mecanismo también puede ser utilizado por los suboscines.

Otros componentes de la variable frecuencia, como lo son las frecuencias máxima y dominante, aumentaron con el NDSI en el sitio menos urbanizado. Por lo tanto, en este sitio estas variables estarían aumentando con la disminución del ruido antropogénico. En las grabaciones de dicho sitio pudo observarse una presencia importante de vocalizaciones de otras especies de aves, por lo que es posible que estas biofonías estén ocupando bandas de frecuencia que se solapan con las del Hornero (Brumm & Slabbekoorn 2005). En relación con lo antes mencionado sobre los diferentes componentes de la frecuencia en el sitio rural y periurbano, se obtuvo que el rango de frecuencia aumentó con el NDSI en ambos sitios, por lo que en estos sitios la baja incidencia de ruido antropogénico podría estar permitiéndole a los horneros utilizar una banda de frecuencia más amplia y, por tanto, tener una mayor riqueza espectral en sus vocalizaciones. En cuanto a las variables temporales del canto del Hornero, se encontró que en el sitio periurbano esta ave estaría emitiendo notas de menor duración en momentos en que el NDSI alcanzó valores más bajos. De todos modos cabe destacar que los valores de NDSI en este sitio siempre fueron positivos, lo cual indica en términos generales una baja incidencia de ruido antropogénico en ese sitio. Esto está en línea con algunos estudios en que se ha visto que las aves reducen la duración de sus vocalizaciones para disminuir las probabilidades del solapamiento temporal entre sus señales y el ruido del ambiente (Slabekoorn & den Boer-Visser 2006; Proppe et al. 2011).

La frecuencia mínima en el sitio periurbano fue la única variable que se relacionó significativamente con el ruido antropogénico de la manera esperada (positivamente) según las predicciones. Curiosamente, el sitio en el que se esperó encontrar un efecto más marcado del ruido antropogénico en el canto no se encontró ninguna relación significativa

con este. En este caso, se debe considerar la posibilidad de que los Horneros estén utilizando mecanismos alternativos para evitar el solapamiento de sus señales con el ruido ambiental. Una de las posibilidades es que este ambiente presente un solapamiento espectral muy fuerte en comparación con los demás, lo cual esté llevando a que estas aves opten por evitarlo mediante partición temporal (Hart et al. 2021), vocalizando durante momentos más tranquilos que no fueron registrados por las grabaciones de este trabajo. Posiblemente es en estos ambientes plenamente urbanos que el Hornero encuentra su límite en la plasticidad de su canto, ya que los distintos atributos de la señal no pueden ajustarse de manera independiente frente a múltiples presiones ambientales simultáneas (Dowling et al. 2012). En este sentido, aumentar la frecuencia para evitar el enmascaramiento por ruido puede implicar reducciones en el rango de frecuencia o en la complejidad de la señal, evidenciando *trade-offs* (compensaciones) en el ajuste vocal. En este contexto de restricciones, cantar en momentos de menor ruido podría constituir una estrategia más eficiente para maximizar la transmisión de la señal. Estudios como el de Ríos-Chelén et al. (2012) y Rivera-Gutierrez et al. (2023) apoyan esta posibilidad, otorgando evidencia de que el aprendizaje y/o plasticidad del canto le confiere una ventaja a los oscines para colonizar nuevos ambientes al facilitar cambios en los parámetros acústicos de su canto, mientras que los suboscines tienden a optar por otras estrategias, como puede ser cambiar aspectos temporales de su actividad vocal.

En este estudio se trabajó con una porción del canto que es indistinguible para machos y hembras, por lo que no puede saberse si hay una respuesta sexo específica a la presencia de ruido antropogénico. Dado que los duetos requieren de una coordinación temporal precisa basada en el monitoreo auditivo entre los miembros de la pareja (Hall 2009), cualquier factor que afecte de manera diferencial la producción o percepción de las vocalizaciones entre sexos (como lo puede ser el ruido antropogénico) podría generar desacoples en la sincronización. Estudios previos como el de Hoffmann et al. (2019), han demostrado que la coordinación del dueto depende de ajustes dinámicos en el *timing* entre los individuos, y que esta capacidad tiene límites frente a perturbaciones externas. Asimismo, la existencia de reglas específicas de respuesta entre machos y hembras implica que modificaciones en las características del canto de uno de los miembros pueden afectar la respuesta del otro (Mann et al. 2003). Particularmente en Horneros las parejas modifican su grado de sincronización frente a diferentes tipos de intrusión; parejas reaccionan de manera más cautelosa y aumentan la coordinación de sus duetos frente a duetos muy coordinados de parejas rivales (Diniz et al. 2021). En este contexto, este tipo de abordaje sería importante dado que, si los sexos difieren en su ajuste vocal frente al ruido, sería esperable que se produzcan desacoples en la coordinación del dueto, afectando su estructura temporal y potencialmente su función como señal de cooperación.

El ruido antropogénico no es el único factor que puede estar influenciando el canto del Hornero. Existen factores tanto endógenos como exógenos que pueden afectar como las aves vocalizan (Peng et al. 2025). Algunos factores exógenos pueden ser las vocalizaciones de otras especies de aves (Hart et al. 2021; Budka et al. 2023), así como otros sonidos de origen biológico (Hart et al. 2015; To et al. 2021; Berman et al. 2024), densidad de co-específicos (Narango & Rodewald 2015) y la estructura de cada ambiente (Job et al. 2016; Hao et al. 2024). Este último factor es importante a tener en cuenta ya que los sitios analizados varían considerablemente en este sentido, lo que puede llevar a que el sonido se desplace de diferentes maneras y las ondas sonoras se modifiquen. Es en esto mismo en lo que se basa la Hipótesis de Adaptación Acústica (HAA; Morton 1975; Hansen 1979), la cual propone que las características del ambiente ejercen una presión selectiva en las propiedades espectrales y temporales de las señales acústicas. De manera simplificada, esta hipótesis plantea que los animales ajustan sus vocalizaciones a las condiciones locales para optimizar la transmisión de estas señales (Ey & Fischer 2009; Ziegler et al. 2011). La HAA ha tenido apoyo dividido, con trabajos que han encontrado resultados congruentes y otros que no han seguido las predicciones de esta hipótesis (Slabbekoorn & Smith 2002; Boncoraglio & Saino 2007; Sebastián-González et al. 2018). Aun así esto brinda un marco teórico contra el cual contrastar las características de las vocalizaciones que pueden estar influidas por el ambiente. Las aves en particular son capaces de utilizar diferentes estrategias para ajustar sus vocalizaciones a los diferentes ambientes (Brumm & Zollinger 2013).

En base a esta hipótesis se puede plantear que existen diferencias estructurales en los distintos sitios aquí estudiados. En el sitio más urbanizado se observó un ambiente más cerrado, típicamente urbano, con construcciones humanas de diferentes materiales cuyas superficies duras tienden a afectar la propagación de las ondas sonoras mediante fenómenos como la reverberación y el eco, pudiendo modificar así las señales acústicas emitidas por las aves (Slabbekoorn et al. 2007; Phillips et al. 2020). El sitio periurbano es un espacio más abierto en comparación, pero con parches de vegetación y altura variable que también constituyen obstáculos para la propagación de las ondas sonoras, mientras que el sitio rural es un ambiente aún más abierto y con vegetación más baja. Si bien el sitio rural y el periurbano son más abiertos en comparación con el urbano, seguramente tengan una presencia más importante de sonidos de origen biológico y fenómenos naturales (biofonías y geofonías), por lo que dichos sonidos pueden estar ejerciendo diferentes presiones sobre el canto del Hornero.

Comprender cómo varían las vocalizaciones en aves a lo largo de un gradiente de urbanización es clave para evaluar los efectos de la actividad humana sobre la comunicación acústica y el comportamiento de la fauna. La urbanización genera cambios

importantes sobre el paisaje sonoro mediante el aumento del ruido antropogénico, generando interferencias en la comunicación de señales importantes y afectando así la supervivencia y la reproducción. Conocer los efectos que esto produce a nivel individual pueden anticipar cambios a nivel poblacional o local. En este contexto, este trabajo aporta además la primera descripción detallada del repertorio vocal del Hornero, elemento fundamental para tener una mejor comprensión de su biología. Por lo tanto, analizar estas modificaciones de las vocalizaciones tanto a nivel espectral, temporal como comportamental, permite identificar limitaciones en la plasticidad vocal y/o estrategias de adaptación que las aves utilizan para adaptarse a estos ambientes modificados. Este enfoque aporta información valiosa para la conservación de la biodiversidad, ya que particularmente en aves las señales acústicas son un componente central de su ecología.

## BIBLIOGRAFIA

Farina, A. (2014). *Soundscape ecology: Principles, patterns, methods and applications*. Springer.

Araya-Salas, M., & Smith-Vidaurre, G. (2017). *warbleR*: an R package to streamline analysis of animal acoustic signals. *Methods in Ecology and Evolution*, 8(2), 184–191.

Barber, J. R., Crooks, K. R., & Fristrup, K. M. (2010). The costs of chronic noise exposure for terrestrial organisms. *Trends in Ecology and Evolution*, 25(3), 180–189.

Berman, L. M., Xuan, W., Ulmar, T., & Frank, G. (2024). Rainforest birds avoid biotic signal masking only in cases of high acoustic saturation. *Journal of Ornithology*, 165, 637–648.

Bermúdez-Cuamatzin, E., Delamore, Z., Verbeek, L., Kremer, C., & Slabbekoorn, H. (2020). Variation in Diurnal Patterns of Singing Activity Between Urban and Rural Great Tits. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 8(July), 1–15.

Bradfer-Lawrence, T., Gardner, N., Bunnefeld, L., Bunnefeld, N., Willis, S. G., & Dent, D. H. (2019). Guidelines for the use of acoustic indices in environmental research. *Methods in Ecology and Evolution*, 10(10), 1796–1807.

Brumm, H., & Slabbekoorn, H. (2005). Acoustic Communication in Noise. *Advances in the Study of Behavior*, 35(05), 151–209.

Brumm, H., & Slater, P. J. B. (2006). Ambient noise, motor fatigue, and serial redundancy in chaffinch song. 475–481.

Brumm, H. & Zollinger, S. (2013). Avian Vocal Production in Noise. En: Brumm H. (eds) *Animal Communication and Noise. Animal Signals and Communication*, vol 2. Springer, Berlin, Heidelberg.

Brumm, H., & Zollinger, S. (2011). The evolution of the Lombard effect: 100 years of psychoacoustic research. *Behaviour*, 148(11–13), 1173–1198.

Boncoraglio, G., & 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(1), 134–142.

Budka, M., Staniewicz, A., & Sokołowska, E. (2023). Interspecific avoidance of song overlap in tropical songbirds: species - specific responses to acoustically similar and different intruders. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 77(7), 1–11.

Caro, T. (2005). *Antipredator Defenses in Birds and Mammals*. Chicago, Illinois: The University of Chicago Press.

Catchpole, C. & Slater, P. (2008). *Bird Song: Biological Themes and Variations*. Cambridge, UK: Cambridge University Press.

Daguerre, J. B. (1921). Sobre costumbres y nidificación del Hornero. *Hornero*, 002 (03), 228b-230.

Diniz, P. (2020). Opportunistic predation reveals a hidden cost of fighting in birds. *Ornithology Research*, 28(3), 178–180.

Diniz, P., MacEdo, R. H., & Webster, M. S. (2019). Duetting correlates with territory quality and reproductive success in a suboscine bird with low extra-pair paternity. *Auk*, 136(1), 1–13.

Diniz, P., Ribeiro, P. H. L., Rech, G. S., & Macedo, R. H. (2016). Monochromatism, cryptic sexual dimorphism and lack of assortative mating in the Rufous Hornero, *Furnarius rufus albogularis*. *Emu*, 116(3), 294–300.

Diniz, P., Silva-Jr, E. F., & Macedo, R. H. (2021). Urban cycles of human activity do not significantly alter the behaviour of a duetting bird. *Ibis*, 1–15.

Diniz, P., Silva-Jr, E. F., Webster, M. S., & Macedo, R. H. (2018). Duetting behavior in a Neotropical ovenbird: Sexual and seasonal variation and adaptive signaling functions. *Journal of Avian Biology*, 49, jav-01637

Diniz, P., Webster, M. S., & Macedo, R. H. (2021). Rufous horneros perceive and alter temporal coordination of duets during territorial interactions. *Ibis*, 174, 175–185.

Dooling, R. J., & Leek, M. R. (2018). Communication Masking by Man-Made Noise. En: Slabbekoorn H., Dooling R., Popper A., Fay R. (Eds.), *Effects of Anthropogenic Noise on Animals*. Springer Handbook of Auditory Research, vol 66 (pp. 23-46). New York: Springer.

Dowling, J. L., Luther, D. A., & Marra, P. P. (2012). Comparative effects of urban development and anthropogenic noise on bird songs. *Behavioral Ecology*, 23(1), 201–209.

Ey, E., & Fischer, J. (2009) The “Acoustic Adaptation Hypothesis”—A Review Of The Evidence From Birds, Anurans And Mammals. *Bioacoustics*, 19:1-2, 21-48.

FCEA. (s.f.). *Maldonado – Sede del CURE*. Universidad de la República. Recuperado de <https://fcea.udelar.edu.uy/institucional/institucional-locaciones/191-maldonado-cure-maldonado.html>.

Fraga, R. M. (1980). The breeding of Rufous Horneros. *Cooper Ornithological Society*, 82(1), 58–68.

Francis, C. D., & Barber, J. R. (2013). A framework for understanding noise impacts on wildlife: An urgent conservation priority. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 11(6), 305–313.

Fuller, R. A., Warren, P. H., & Gaston, K. J. (2007). Daytime noise predicts nocturnal singing in urban robins. *Biology Letters*, 3(4), 368–370.

Garcia, S. M., Kopuchian, C., Mindlin, G. B., Fuxjager, M. J., Tubaro, P. L., & Goller, F. (2017). Evolution of Vocal Diversity through Morphological Adaptation without Vocal Learning or Complex Neural Control. *Current Biology*, 27(17), 2677-2683.e3.

Gentry, K. E., McKenna, M. F., & Luther, D. A. (2018). Evidence of suboscine song plasticity in response to traffic noise fluctuations and temporary road closures. *Bioacoustics*, 27(2), 165–181.

Gil, D., & Brumm, H. (2013). Avian Urban Ecology. *Avian Urban Ecology*, 1–240.

Gil, D., & Brumm, H. (2014). Acoustic communication in the urban environment: patterns, mechanisms, and potential consequences of avian song adjustments. En Gil, D., & Brumm,

H. (Eds.), *Avian Urban Ecology. Behavioural and Physiological Adaptations* (pp. 69-83). Reino Unido: Oxford University Press.

Gomes, L., Solé, M., Sousa-Lima, R. S., & Baumgarten, J. E. (2022). Influence of Anthropogenic Sounds on Insect, Anuran and Bird Acoustic Signals: A Meta-Analysis. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 10(February), 1–10.

Hall, M. L. (2009). A Review of Vocal Duetting in Birds. 40(09), 67–121.

Hansen, P. (1979). Vocal learning: Its role in adapting sound structures to long-distance propagation, and a hypothesis on its evolution. *Animal Behaviour*, 27(4), 1270–1271.

Hao, Z., Zhang, C., Li, L., Gao, B., Wu, R., Pei, N., & Liu, Y. (2024). Anthropogenic noise and habitat structure shaping dominant frequency of bird sounds along urban gradients. *IScience*, 27(2).

Hart, P. J., Hall, R., Ray, W., Beck, A., & Zook, J. (2015). Cicadas impact bird communication in a noisy tropical rainforest. *Behavioral Ecology*, 26(3), 839–842.

Hart, P. J., Ibanez, T., Paxton, K., Tredinnick, G., Sebastián-González, E., & Tanimoto-Johnson, A. (2021). Timing Is Everything: Acoustic Niche Partitioning in Two Tropical Wet Forest Bird Communities. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 9(October), 1–10.

Hoffmann, S., Trost, L., Voigt, C., Leitner, S., Lemazina, A., Sagunsky, H., Abels, M., Kollmansperger, S., Maat, A. Ter, & Gahr, M. (2019). Duets recorded in the wild reveal that interindividually coordinated motor control enables cooperative behavior. *Nature Communications*, 10, 2577.

Hu, Y., & Cardoso, G. C. (2010). Which birds adjust the frequency of vocalizations in urban noise? *Animal Behaviour*, 79(4), 863–867.

Hulse, S. H. (2002). Auditory scene analysis in animal communication. *Advances in the Study of Behavior*, 31, 163–200.

Job, J. R., Kohler, S. L. & Gill, S. A. (2016). Song adjustments by an open habitat bird to anthropogenic noise, urban structure, and vegetation. *Behavioral Ecology*, 00, 1–11.

Juárez, R., Araya-Ajoy, Y. G., Barrantes, G., & Sandoval, L. (2021). House Wrens *Troglodytes aedon* reduce repertoire size and change song element frequencies in response to anthropogenic noise. *Ibis*, 163(1), 52–64.

K. Lisa Yang Center for Conservation Bioacoustics at the Cornell Lab of Ornithology. (2024). *Raven Pro: Interactive Sound Analysis Software* (Versión 1.6.5) [Software]. Ithaca, NY: The Cornell Lab of Ornithology. <https://www.ravensoundsoftware.com/>

Kaiser, K., & Hammers, J. L. (2009). The Effect of Anthropogenic Noise on Male Advertisement Call Rate in the Neotropical Treefrog, *Dendropsophus triangulum*. *Behaviour*, 146(8), 1053–1069.

Kasten, E. P., Gage, S. H., Fox, J., & Joo, W. (2012). The remote environmental assessment laboratory's acoustic library: An archive for studying soundscape ecology. *Ecological Informatics*, 12, 50–67.

Kight, C. R., & Swaddle, J. P. (2011). How and why environmental noise impacts animals: An integrative, mechanistic review. *Ecology Letters*, 14(10), 1052–1061.

Klump, G. M. (1996). Bird communication in the noisy world. En Kroodsma, D.E., & Miller, E.H. (Eds.), *Ecology and Evolution of Acoustic Communication in Birds* (pp.321-338). Ithaca: Cornell University Press.

Lengagne, T., Aubin, T., Lauga, J., & Jouventin, P. (1999). How do king penguins (*Aptenodytes patagonicus*) apply the mathematical theory of information to communicate in windy conditions? *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 266(1429), 1623–1628.

Lenzi, S., & Toledo, A. (2012). *CURE – Maldonado* [Descripción en Nómada]. En Nómada. Recuperado de <https://nomada.uy/guide/view/attractions/4176>

Ligges, U., Krey, S., Mersmann, O., Mersmann, O., & Schnackenberg, S. (2023). tuner: Analysis of music and Speech. <http://r-forge.r-project.org/projects/tuner>, R package.

Ma, N., Xia, H., Zheng, H., & Luo, J. (2025). Prey evasiveness and masking noise jointly promote the ultrahigh call rate in echolocating bats. *BMC Biology*, 23:323.

Mann, N. I., Marshall-Ball, L., & Slater, P. J. B. (2003). The complex song duet of the plain wren. *The Condor*, 105(4), 672–682.

Marzluff, J. M. (2001). Worldwide urbanization and its effects on birds. En J. M. Marzluff, R. Bowman & R. Donnelly (Eds.), *Avian ecology and conservation in an urbanizing world* (pp. 19–47). Kluwer Academic Publishers.

McGiffin, A., Lill, A., Beckman, J., & Johnstone, C. P. (2013). Tolerance of human approaches by Common Mynas along an urban-rural gradient. *Emu*, 113(2), 154–160.

Mendes, S., Colino-rabanal, V. J., & Peris, S. J. (2011). Landscape and Urban Planning Bird song variations along an urban gradient : The case of the European blackbird (*Turdus merula*). *Landscape and Urban Planning*, 99(1), 51–57.

Mendes, S., Colino-Rabanal, V. J., & Peris, S. J. (2017). Adaptación acústica del canto de *Turdus leucomelas* (Passeriformes: Turdidae) a diferentes niveles de ruido antrópico, en el área metropolitana de Belém, Pará, Brasil. *Revista de Biología Tropical*, 65(2), 633–642.

Mentesana, L., Amador, A., Amorim, P., Delhey, K., Diniz, P., Fraga, R., Mindlin, G. B., Reboreda, J. C., Schaaf, A., Tassino, B. & Adreani, N. M. (2024). Biology of the Rufous Hornero, from mechanisms to behavioral ecology: a potential Neotropical model species. *Journal of Field Ornithology*, 95(4).

Mentesana, L., Moiron, M., Guedes, E., Cavalli, E., Tassino, B., & Adreani, N. M. (2020). Defending as a unit: Sex- And context-specific territorial defence in a duetting bird. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 74.

Montealegre-Z, F. (2020). Sound analysis and synthesis with R. In *Bioacoustics* (Vol. 29, Issue 5).

Morton, E. S. (1975). Ecological Sources of Selection on Avian Sounds. *The American Naturalist*, 109(965), 17–34.

Narango, D. L., & Rodewald, A. D. (2021). Behavioral Urban-associated drivers of song variation along a rural – urban gradient. *00(2015)*, 1–9.

Nemeth, E., & Brumm, H. (2009). Blackbirds sing higher-pitched songs in cities: adaptation to habitat acoustics or side-effect of urbanization? *Animal Behaviour*, 78(3), 637–641.

Open Acoustic Devices. (s.f.). *Open Acoustic Devices*. Recuperado 7 de diciembre de 2025, de <https://www.openacousticdevices.info/>.

Patricelli, G. L., & Blickley, J. L. (2006). Avian communication in urban noise: Causes and consequences of vocal adjustment. *Auk*, 123(3), 639–649.

Peng, X., Wang, L., Shao, C., & Li, D. (2025). Avian acoustic communication : Understanding of peripheral and central neural systems with ecological adaptations. *Avian Research*, 16(2), 100248.

Phillips, J. N., Rochefort, C., Lipshutz, S., Derryberry, G. E., Luther, D., & Derryberry, E. P. (2020). Increased attenuation and reverberation are associated with lower maximum frequencies and narrow bandwidth of bird songs in cities. *Journal of Ornithology*, 161(2), 593–608.

Pijanowski, B. C., Villanueva-Rivera, L. J., Dumyahn, S. L., Farina, A., Krause, B. L., Napoletano, B. M., Gage, S. H., & Pieretti, N. (2011). Soundscape ecology: The science of sound in the landscape. *BioScience*, 61(3), 203–216.

Proppe, D. S., Sturdy, C. B., & St. Clair, C. C. (2011). Flexibility in animal signals facilitates adaptation to rapidly changing environments. *PLoS ONE*, 6(9), 1–4.

R Core Team. (2025). *R: A language and environment for statistical computing* (Versión 4.5.1) [Software]. R Foundation for Statistical Computing. <https://www.R-project.org/>

Ríos-Chelén, A. A., Quirós-Guerrero, E., Gil, D., & Macías Garcia, C. (2013). Dealing with urban noise: Vermilion flycatchers sing longer songs in noisier territories. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 67(1), 145–152.

Ríos-Chelén, A. A., Salaberria, C., Barbosa, I., Macías Garcia, C., & Gil, D. (2012). The learning advantage: Bird species that learn their song show a tighter adjustment of song to noisy environments than those that do not learn. *Journal of Evolutionary Biology*, 25(11), 2171–2180.

Rivera-Gutierrez, H. F., Jaramillo-Calle, V., Lopera-Salazar, A., & Martinez-Alvarado, D. (2023). Does learning matter? Birdsong-learning program determines coping strategies for living in urban noisy environments. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 77(2).

Roper, J. J. (2005). Sexually distinct songs in the duet of the sexually monomorphic Rufous Hornero. *Journal of Field Ornithology*, 76(3), 234–236.

Samia, D. S. M., Blumstein, D. T., Díaz, M., Grim, T., Ibáñez-álamo, J. D., Jokimäki, J., Tätte, K., Markó, G., Tryjanowski, P., & Møller, A. P. (2017). Rural-urban differences in escape behavior of european birds across a latitudinal gradient. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 5(JUN), 1–13.

Sebastián-González, E., van Aardt, J., Sacca, K., Barbosa, J. M., Kelbe, D., & Hart, P. J. (2018). Testing the acoustic adaptation hypothesis with native and introduced birds in Hawaiian forests. *Journal of Ornithology*, 159(3), 827–838.

Sueur, J., Aubin, T., & Simonis, C. (2008). Seewave, a Free Modular Tool for Sound Analysis and Synthesis. *Bioacoustics-the International Journal of Animal Sound and Its Recording*, 18(2), 213–226.

Slabbekoorn, H. (2013). Songs of the city: Noise-dependent spectral plasticity in the acoustic phenotype of urban birds. *Animal Behaviour*, 85(5), 1089–1099.

Slabbekoorn, H., & den Boer-Visser, A. (2006). Cities Change the Songs of Birds. *Current Biology*, 16(23), 2326–2331.

Slabbekoorn, H., & Peet, M. (2003). Birds sing at a higher pitch in urban noise. *Nature*, 424(6946), 267.

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(9), 1849–1858.

Slabbekoorn, H., Yeh, P., & Hunt, K. (2007). Sound transmission and song divergence: A comparison of urban and forest acoustics. *The Condor*, 109(1), 67–78.

Smiley, K. (2018). Changes in fear responses of urban birds. [Tesis de maestría]. Department of Biological Sciences, Faculty of Science and Engineering, Macquarie University, Sydney, Australia.

To, A. W. Y., Dingle, C., & Collins, S. A. (2021). Multiple constraints on urban bird communication : both abiotic and biotic noise shape songs in cities. *32*, 1042–1053.

United Nations, Department of Economic and Social Affairs, Population Division. (2019). *World Urbanization Prospects: The 2018 Revision (ST/ESA/SER.A/420)*. United Nations. <https://population.un.org/wup/assets/WUP2018-Report.pdf>

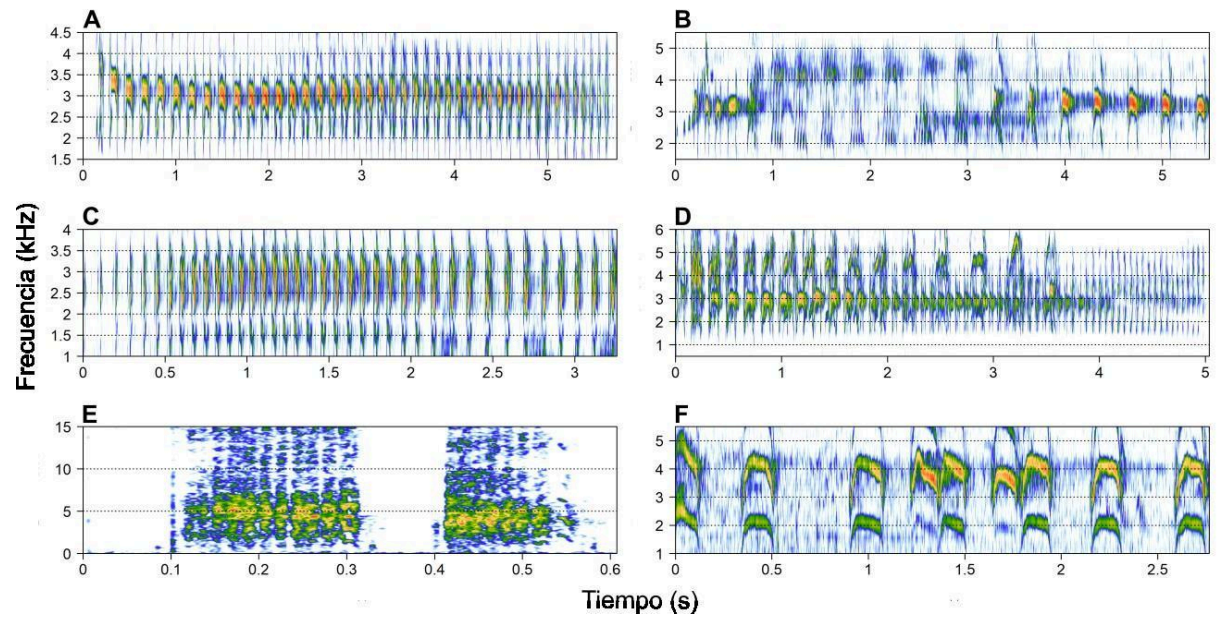
Villanueva-Rivera L.J., Pijanowski B.C. (2018). *\_soundecology: Soundscape Ecology\_*. R package version 1.3.3, <<https://CRAN.R-project.org/package=soundecology>>.

Zhou, Y., Radford, A. N., & Magrath, R. D. (2019). Why does noise reduce response to alarm calls? Experimental assessment of masking, distraction and greater vigilance in wild birds. *Functional Ecology*, *33*(7), 1280–1289.

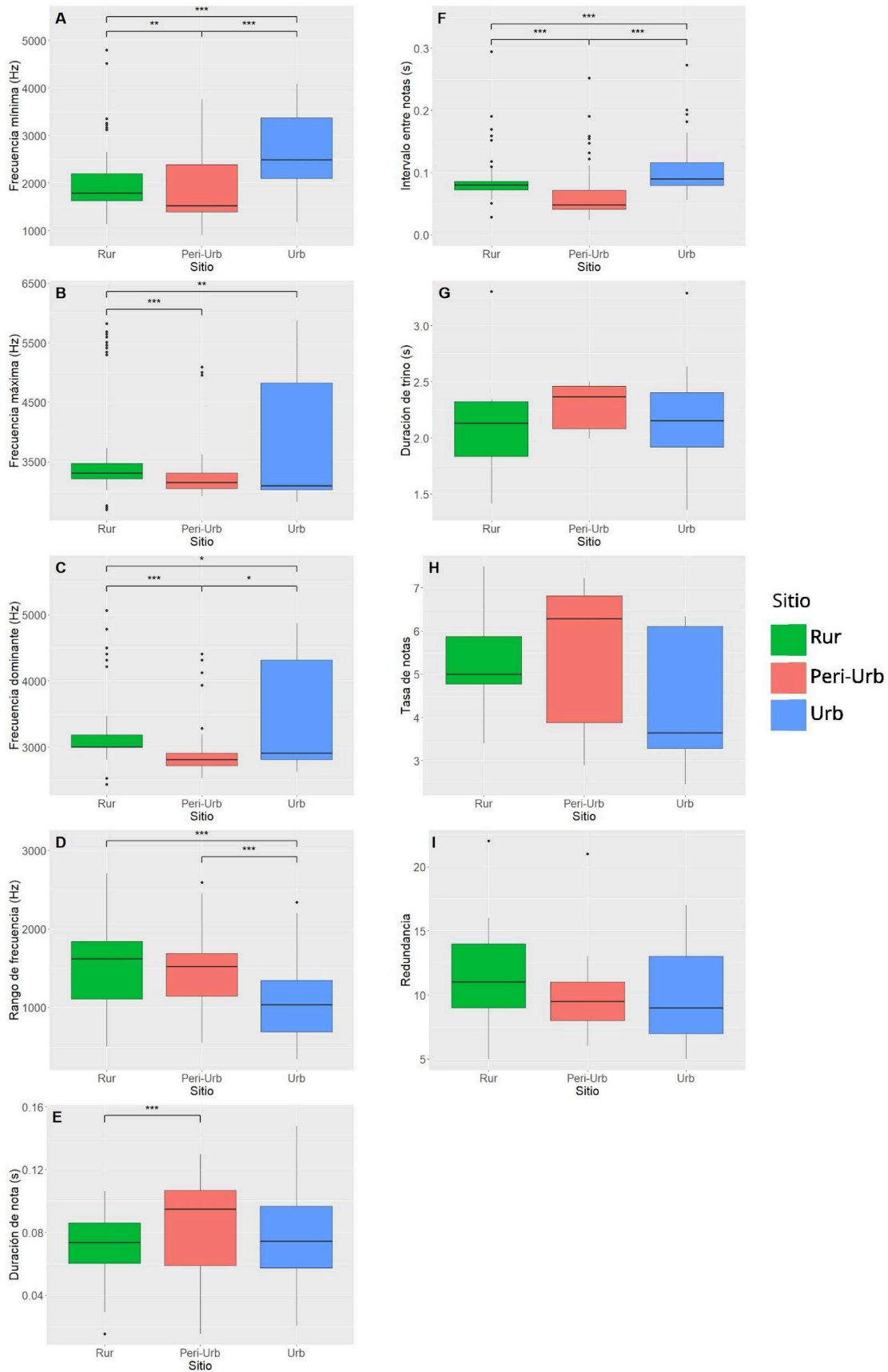
Ziegler, L., Arim, M., & Narins, P. M. (2011). Linking amphibian call structure to the environment: the interplay between phenotypic flexibility and individual attributes. *Behavioral Ecology*, *22*(3), 520-526.

## ANEXO

**Anexo A.** Espectrogramas de cada tipo de vocalización: canto macho (A), canto hembra (B), canto indefinido (C), dueto (D), agresión (E) y alarma (F).



**Anexo B.** Gráficos de cajas de todas las variables del canto entre los tres sitios: Campo (Rur), Alameda (Peri-Urb) y CURE (Urb) durante la mañana.



**Anexo C.** Tabla de valores de  $p$  obtenidos con el test de Wilcoxon relacionando las variables entre los tres sitios de estudio durante la mañana.

	F.mín	F.máx	F.dom	RF	DN	DT	IN	R	TN
<b>Rur/Peri-Urb</b>	0,002	$6,6e^{-6}$	$5,4e^{-9}$	0,18	$1,9e^{-4}$	0,8	$4,9x^{-12}$	0,37	0,37
<b>Peri-Urb/Urb</b>	$2e^{-10}$	0,894	0,043	$5,4e^{-7}$	0,076	0,95	$1,9x^{-14}$	0,94	0,26
<b>Rur/Urb</b>	$1,3x^{-9}$	0,002	0,02	$1,5e^{-8}$	0,227	0,8	$8e^{-4}$	0,37	0,37

**Anexo D.** Tabla de valores de  $p$  obtenidos con la prueba de Wilcoxon relacionando los valores de NDSI entre la mañana y la tarde en los tres sitios.

	$p$
<b>Urb</b>	$2,663x^{-16}$
<b>Peri-Urb</b>	$3,509e^{-11}$
<b>Rur</b>	0,6697

**Anexo E.** Tablas de valores de p y R obtenidos de las regresiones lineales para cada sitio durante la mañana.

		<b>F.mín</b>	<b>F.máx</b>	<b>F.dom</b>	<b>RF</b>	<b>DN</b>	<b>IN</b>
<b>Urb</b>	<b>p</b>	0,238	0,530	0,295	0,497	0,619	0,928
	<b>R</b>	0,015	0,004	0,012	0,005	0,002	9,265e <sup>-5</sup>
<b>Peri-Urb</b>	<b>p</b>	5,1e <sup>-4</sup>	0,316	0,937	6,83e <sup>-14</sup>	< 2e <sup>-16</sup>	0,881
	<b>R</b>	0,142	0,012	7,927e <sup>-5</sup>	0,51	0,591	2,86e <sup>-4</sup>
<b>Rur</b>	<b>p</b>	0,175	2,04e <sup>-3</sup>	8,33e <sup>-4</sup>	0,003	0,096	0,863
	<b>R</b>	0,02	0,103	0,119	0,09	0,031	3,412e <sup>-4</sup>