




Ausencia de partición del nicho acústico en una comunidad de anuros en Chiapas, México

Leticia M. Ochoa-Ochoa^{1,*} , Marco F. Ortiz-Ramírez^{1,2}, Ricardo Figueroa-Huitrón^{1,3}, César A. Ríos-Muñoz^{4,5}

- (1) Museo de Zoología "Alfonso L. Herrera", Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, AP 70-399, CP 04510, Ciudad de México, México.
- (2) Estrategia Tecnológica del CONACYT, Av. Insurgentes Sur No. 1582, Col. Crédito Constructor, CP 03940, Benito Juárez, Ciudad de México, México.
- (3) Módulo de Ecología y Conservación, Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México, Avenida de los Barrios 1, Los Reyes Iztacala 54090, Tlalnepantla, Estado de México, México.
- (4) Secretaría de Desarrollo Institucional, Universidad Nacional Autónoma de México. Torre de Rectoría, piso 8 Ciudad Universitaria, CP 04510, Ciudad de México, México.
- (5) Centro de Estudios Mexicanos UNAM-Costa Rica, 2º piso edificio CICAP, San Pedro Montes de Oca 11501-2060, San José, Costa Rica.

* Autor de Correspondencia: Leticia M. Ochoa-Ochoa [leticia.ochoa@ciencias.unam.mx]

> Recibido el 26 de marzo de 2020 - Aceptado el 10 de enero de 2021

Como citar: Ochoa-Ochoa, L.M., Ortiz-Ramírez, M.F., Figueroa-Huitrón, R., Ríos-Muñoz, C.A. 2021. Ausencia de partición del nicho acústico en una comunidad de anuros en Chiapas, México. *Ecosistemas* 30(1): 1962. <https://doi.org/10.7818/ECOS.1962>

Ausencia de partición del nicho acústico en una comunidad de anuros en Chiapas, México

Resumen: Las especies que forman parte de una comunidad pueden estar restringidas por los recursos disponibles. Uno de ellos es el espacio acústico, donde en caso de existir solapamiento puede verse afectada la comunicación entre conspecíficos y, potencialmente, la reproducción. Por esta razón, cabe esperar que las comunidades de anuros que presentan una marcada estacionalidad tengan una segregación de nicho en el espacio acústico, debido a su solapamiento en el tiempo. Mediante sistemas de grabación automática (SGA) y grabaciones manuales (370 horas de grabación), registramos la actividad acústica y las vocalizaciones de una comunidad de anuros en Nahá, Chiapas, México durante el periodo octubre 2013 a junio 2014. A partir de 216 cortes de audio pertenecientes a 7 especies, analizamos las grabaciones y registramos 15 características acústicas para cada especie a fin de evaluar el solapamiento espacial, temporal y estructural del nicho acústico, además de estimar la amplitud del nicho mediante el cálculo del hipervolumen. Encontramos que el solapamiento espacial fue muy bajo, mientras que el temporal fue muy alto y se puede observar una marcada fenología (junio, agosto y septiembre en promedio > 0.58). El solapamiento estructural de nicho acústico también fue alto y significativo de acuerdo al índice de Czekanowski. Sin embargo, a pesar de que los hipervolumenes fueron similares, la segregación del uso de la frecuencia dominante fue muy notoria. A pesar de que no observamos partición de nicho acústico en la comunidad, es muy probable que exista una compensación evolutiva entre el solapamiento acústico relacionada con las redes de comunicación que, aunque significa competencia, representa al mismo tiempo protección contra depredadores.

Palabras clave: espacio acústico; sistema de grabación automática; solapamiento de nicho; hipervolumen de nicho

Absence of acoustic niche partitioning in an anuran community of Chiapas, Mexico

Abstract: Species that are part of a community may be restricted by available resources. One of them is the acoustic space, where if there is overlap, communication between conspecifics and, potentially, reproduction can be affected. For this reason, it is expected that communities of anurans that present a marked seasonality have a segregation of niche in the acoustic space, due to their overlap in time. Using automatic recording systems (SGA) and manual recordings (370 hours of recording), we recorded the acoustic activity and vocalizations of a community of anurans in Nahá, Chiapas, Mexico during the period October 2013 to June 2014. From 216 audio cuts belonging to 7 species, we analyzed the recordings and analyzed 15 acoustic characteristics for each species in order to evaluate the spatial, temporal and structural overlap of the acoustic niche, in addition to estimating the amplitude of the niche by calculating the hypervolume. We found that the spatial overlap was very low, while the temporal overlap was very high and a marked phenology can be observed (June, August and September on average > 0.58). The structural acoustic niche overlap was also high and significant according to the Czekanowski index. However, despite the fact that the hypervolumes were similar, the segregation of the use of the dominant frequency was very noticeable. Although we did not observe acoustic niche partitioning in the community, it is very likely that there is an evolutionary trade-off between acoustic overlap related to communication networks that, although it means competition, represents at the same time protection against predators.

Keywords: acoustic space; automatic recording system; niche overlap; niche hypervolume

Introducción

La teoría de nicho ecológico predice que el número de especies que forman parte de una comunidad particular y que poseen nichos fundamentales similares está limitado tanto evolutiva como ecológicamente (Hutchinson 1957; Holt 2009). Las especies que tienen nichos similares aprovechan, generalmente, los mismos tipos de recursos, lo que aumenta la competencia y disminuye la posibilidad de que estas especies puedan formar parte de la misma comunidad [principio de exclusión competitiva (Hardin 1960)]. El número de especies con nichos similares dentro de una comunidad se encuentra con frecuencia en la máxima capacidad del espacio ecológico disponible, por lo que se reduce la posibilidad de invasiones por parte de otras especies que compartan los mismos requerimientos ecológicos (Ricklefs 2010). Sin embargo, existen dimensiones donde la competencia es más intensa y provoca la partición en el uso de recursos, tales como el hábitat y el tipo de alimentación (Schoener 2011) o en características como la duración y la frecuencia de la vocalización, elementos que componen el nicho acústico (Krause 1993; Villanueva-Rivera 2014).

En los bosques tropicales habitan numerosas especies de anuros, los cuales tienen una alta diversidad de modos de reproducción (Haddad y Prado 2005; Wells 2007). Sin embargo, la actividad reproductiva de los anuros no se distribuye estocásticamente durante todo el año. En regiones con una clara estacionalidad, la mayoría de las especies muestran una marcada fenología reproductiva (Crump 2009), aunque existen excepciones (Inger y Bacon Jr. 1968). Una particularidad ambiental que hay que resaltar en estos ambientes estacionales es que la reproducción de anuros depende casi estrictamente de la precipitación, lo cual puede conducir a una alta competencia temporal y espacial. Esta competencia no ocurre únicamente por los sitios de ovoposición y/o alimento para las larvas, sino también por el espacio/nicho acústico que utilizan para reconocer y discriminar entre individuos de la misma u otras especies, lo que lleva al apareamiento selectivo o no-selectivo entre individuos de linajes evolutivos potencialmente divergentes (Crump 2009; Gerhardt 2013). La comunicación relacionada con la elección de pareja juega un papel clave en la diversificación de las especies y el aislamiento reproductivo (Erdtmann y Amézquita 2009). Por esta razón, es muy probable que las presiones selectivas provoquen una rápida divergencia en la señal del canto, de modo que este es considerado un atributo funcional entre las especies (Panhuys et al. 2001). Debido al papel central que juega la comunicación acústica en la reproducción de los anuros, para estos organismos es importante evitar competir por el espacio acústico y transmitir mejor sus señales, ya que es un recurso limitado y ampliamente utilizado durante el frenesi de la reproducción (Haddad y Prado 2005; Hartmann et al. 2010).

La idea de que las especies que coexisten deben diferir en algún aspecto de su utilización de los recursos (Hardin 1960) se extendió a las teorías matemáticas de la limitación de similitud (MacArthur y Levins 1967) y a los tratamientos más recientes del nicho ecológico (Chase y Leibold 2003). A la fecha, el estudio de la competencia potencial por recursos, a través de los ejes del nicho ecológico, sigue siendo un tema de gran interés debido a que representa una forma de evaluar las estrategias para evitar la exclusión competitiva. En este contexto, se ha observado que especies de anuros morfológicamente similares emiten cantos con intervalos de frecuencia similares, ya que las características de los cantos están determinadas por el volumen abdominal, la cavidad bucal y por las modificaciones a la laringe (Narins et al. 2007; Gin-gras et al. 2013). Existe también la hipótesis del fantasma de competencia en el pasado (especiación por divergencia del nicho), la cual predice que las especies que actualmente coexisten deben exhibir relativamente baja coincidencia en la utilización de recursos (espacio ecológico; Chase y Leibold 2003). Alternativamente, si la competencia por los recursos limitados ocurre en el presente, entonces se esperaría un solapamiento grande en los nichos de las especies involucradas (Pritchard y Schluter 2001). Dado que el espacio acústico disponible para una determinada comunidad es li-

mitado, ya que las ondas sonoras pueden mezclarse y degradarse confundiendo las señales auditivas, esperamos que exista divergencia en el nicho acústico (*Acoustic Niche Partitioning*, ANH) de las especies de anuros con reproducción sincrónica.

Recientemente se han explorado hipótesis alternativas a la partición de los recursos en el espacio acústico. Por ejemplo, en algunas aves se sugiere que la comunicación social entre especies “competidoras” se puede organizar en conjuntos de señalización o redes de comunicación, lo que lleva a la agrupación de señales (Tobias et al. 2014). De acuerdo a Farina (2018) existen otras hipótesis alternativas, como la hipótesis de la adaptación acústica al hábitat (*Acoustic Adaptation Hypothesis*, AAH; Morton 1975) asociada a la hipótesis “sensory drive” mencionada por Endler (1992). Ésta sugiere que las frecuencias dominantes y las vocalizaciones a larga distancias son el resultado evolutivo de mecanismos de interacción entre la mejor transmisión de la señal en el medio y la capacidad física tanto del individuo emisor como del receptor. Estas hipótesis, al igual que la de redes de comunicación, predicen un patrón convergente de las señales en una comunidad y es lo opuesto a lo esperado bajo la hipótesis de partición de nicho acústico, en la cual las diferentes especies evitan el solapamiento de sus vocalizaciones para reducir la competencia (Krause 1993). En este caso, ese patrón convergente está asociado a las características del hábitat que comparten las especies de la comunidad y que favorecerían la evolución de señales similares en especies simpátricas debido a que su propagación es más eficiente en ese medio.

En este trabajo exploramos si existe solapamiento en el nicho acústico y los aspectos espaciales, temporales y estructurales de una comunidad de anuros estudiada en Nahá, Chiapas, México. De esta manera evaluamos qué hipótesis explica mejor el conjunto de datos relacionados con la utilización del espacio acústico por la comunidad en el presente y discutimos las hipótesis alternativas como el fantasma de la competencia en el pasado a través de la partición de nicho, adaptación acústica al hábitat y “sensory drive”. Este trabajo es el primero que evalúa la utilización del espacio acústico en anfibios en México.

Material y métodos

Área de estudio

El estudio se llevó a cabo en la Reserva de la Biosfera de Nahá, ubicada en la parte alta de la selva Lacandona en el estado de Chiapas, México (Fig. 1). En esta localidad existe un marcado periodo estacional con clima cálido subhúmedo con lluvias en verano, que se extiende de mayo a diciembre con un promedio de 1716 mm (92% de la precipitación total anual cae en la temporada de lluvias) y con temperatura promedio mensual de 23.6 °C con una oscilación térmica de 5.6 °C. La mayor parte de la vegetación en la localidad corresponde a bosques tropicales perennifolios con fragmentos de bosques de pino y en menor proporción de bosque mesófilo de montaña. Sin embargo, existen zonas perturbadas debido a causas antropogénicas (e.g. agricultura, viviendas, carreteras) e incendios forestales (CONANP 2006).

Registro de grabaciones

Obtuvimos las grabaciones durante el periodo junio 2013 a octubre 2014, mediante sistemas de grabación automática (SGA) compuesto por dos grabadoras Song-Meter modelo SM2 (Firmware 3.1.0; Wildlife Acoustics, Inc.) de dos canales y dos micrófonos omnidireccionales modelo SMX-II (Wildlife Acoustics, Inc.). Las grabadoras fueron colocadas en un mismo paisaje, pero en dos sitios con distintos tipos de vegetación; se colocó en una zona de bosque tropical perennifolio donde se forma una charca temporal y la otra en una porción de bosque mesófilo, ambos sitios con vegetación conservada. Los SGA se programaron para que grabaran en la noche, durante 5 minutos al inicio de cada hora a partir de las 18:00 horas hasta las 06:00 horas, a una tasa de muestreo de 48 kHz y una profundidad de 16 bits en formato wave (.wav). También se realizaron grabaciones manuales que fueron registradas con una gra-

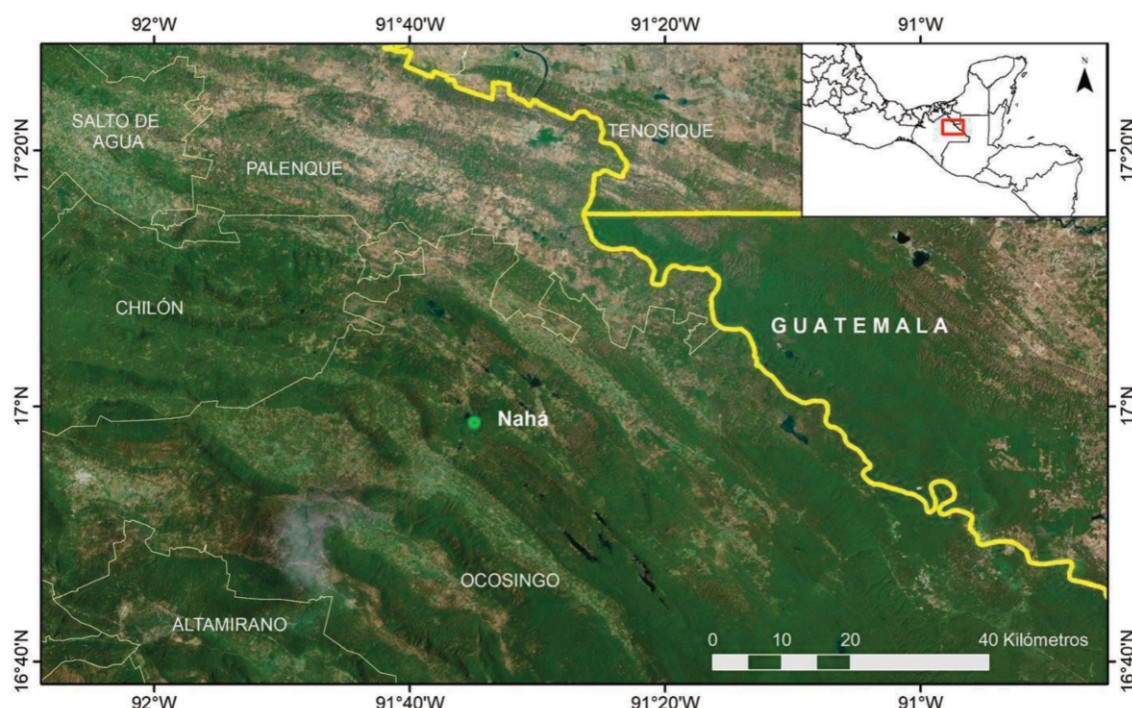


Figura 1. Ubicación del área de estudio: Reserva de la Biosfera de Nahá, Chiapas.

Figure 1. Study area location: Nahá, Chiapas Biosphere Reserve.

badora de voz marca Coby, modelo CXR195-4G. Es importante enfatizar que para los análisis de solapamiento sólo se tuvieron en cuenta las especies registradas en los SGA, mientras que para los de amplitud de nicho se utilizaron todos los registros, tanto de SGA como directos.

Para observar y analizar la estructura acústica de los cantos de cada especie, generamos los espectrogramas y oscilogramas de cada grabación con el programa Raven Pro 1.4 (<http://www.birds.cornell.edu/raven>), con un valor de la transformada de Fourier (FFT) entre los 200 y 250 según cada caso (resolución espectral: 240-192 Hz). Después de una revisión de las grabaciones, seleccionamos de 10 a 30 vocalizaciones por cada especie para el análisis y medimos las primeras 9 variables (Apéndice, [Tabla A1](#)) y el resto de las variables fueron medidas en la plataforma R 3.4.2 (R Core Team 2017) con la función “specan” del paquete *warbleR* (Araya-Salas y Smith-Vidaurre 2017). En total medimos 15 características acústicas, de las cuales tres están relacionadas con la duración de la vocalización, nueve están relacionadas con la estructura de las vocalizaciones y cuatro con la frecuencia de las vocalizaciones (Apéndice, [Tabla A1](#)). Estas propiedades ya han sido utilizadas para la descripción del repertorio vocal de anuros y la discriminación entre especies (Bee et al. 2013), además de ser útiles para el análisis de la variación geográfica en el canto y su relación tanto con factores climáticos como con la condición corporal de los individuos (Bee et al. 2010). Finalmente, las vocalizaciones fueron separadas en archivos de audio independientes para un mejor manejo de la información.

Solapamiento espacial

El solapamiento espacial lo evaluamos con el número de especies compartidas entre los sitios con distinto tipo de vegetación. Esto se realizó con el índice de similitud de Jaccard ($IJ = c/a + b - c$), en donde se evalúan el número de especies presentes en el sitio a , el número de especies en el sitio b y las especies comunes (c) a ambos sitios. De acuerdo con el índice de similitud de Jaccard, un solapamiento total de especies resultaría en un valor de uno y una repartición total del paisaje sería igual a 0. El índice se calculó únicamente con las especies registradas en los SGA, que fueron un total de 4 especies. No se tomaron en cuenta las grabaciones di-

rectas porque no tienen el mismo periodo de muestreo y representarían un sesgo en la información.

Solapamiento temporal

El solapamiento temporal de nicho se midió a lo largo de las dos temporadas (lluvias y secas). Para este análisis, cada fila de la matriz de datos representa la intensidad de la actividad acústica de una especie (Figuerola-Huitrón et al. 2020) y cada columna representa un día del año. La intensidad de la actividad acústica diaria de cada especie se calculó mediante el índice relativo de abundancia utilizado por el Programa de Monitoreo de Anfibios de América del Norte (NAAMP, Weir et al. 2005) que varía de cero a tres dependiendo de la actividad acústica de cada especie: (0) cuando no hay individuos vocalizando, (1) cuando se escuchan pocos individuos y se pueden detectar los cantos sin superposición, (2) cuando hay cierta superposición entre vocalizaciones, pero diferentes individuos pueden ser reconocidos, y, finalmente, (3) cuando los individuos vocalizan en un coro completo y el reconocimiento individual es imposible. Para evaluar la partición temporal utilizamos el algoritmo RA4, propuesto por Winemiller y Pianka (1990). En este algoritmo únicamente las entradas distintas de cero en cada fila de la matriz se reorganizan aleatoriamente, por lo que el procedimiento conserva tanto la amplitud de nicho de la especie como el patrón de estados con valor cero.

El solapamiento temporal entre cada par de especies también se calculó para cada mes (Boquimpani-Freitas et al. 2007), utilizando el índice de Pianka (Ricklefs et al. 1981):

$$O_{jk} = \frac{\sum p_{ij} p_{ik}}{\sqrt{\sum p_{ij}^2 \sum p_{ik}^2}}$$

donde p_{ij} representa la intensidad de la actividad acústica de la especie j en el intervalo de tiempo establecido y p_{ik} representa intensidad de la actividad acústica para la especie k el mismo intervalo de tiempo i . Debido a que existen más de dos especies en la comunidad, se calculó la variación de solapamiento de nicho para cada especie, haciendo un promedio del solapamiento de cada especie con las restantes.

El supuesto de ambas aproximaciones es que, si hay partición de nicho dentro del ensamble de especies, la varianza en la superposición de nicho será mayor de lo esperado por azar. Es decir, pares de especies dentro de un gremio tendrán una superposición de nicho inusualmente baja, mientras que los pares de especies en diferentes gremios tendrán una superposición de nicho inusualmente alta, lo que lleva a una gran varianza en la superposición de nicho (Inger y Colwell 1977). En nuestros datos, estos patrones podrían surgir si hubiera un grupo que cantara a principios de la temporada de lluvia y otro a finales de la temporada.

Solapamiento estructural

Amplitud del nicho acústico

Para calcular el nicho acústico de cada especie seguimos el procedimiento propuesto por Blonder et al. (2014), donde separamos las variables acústicas en módulos de frecuencia, duración y forma de las notas. Las variables empleadas para estimar el espacio acústico fueron: tiempo de entropía, duración del pulso, pulsos por nota, frecuencia promedio, frecuencia intercuartil, intervalo de frecuencia, planitud del espectrograma e índice de modulación. Posteriormente, elegimos las variables que comúnmente se utilizan para discriminar entre especies (como el intervalo de frecuencia dominante y la frecuencia promedio), así como las variables de frecuencia que podrían estar implicadas en la competencia por la comunicación (e.g. frecuencia dominante, intervalo de frecuencia dominante y frecuencias máxima y mínima). Para eliminar la colinealidad entre las variables seleccionadas utilizamos el Factor de Inflación de la Varianza ($VIF < 4$; Zuur et al. 2010; Dormann et al. 2013) que se relaciona con el grado en que el error estándar se incrementa debido a la multicolinealidad. Para calcular y comparar el nicho acústico entre especies, escalamos y centramos las variables y calculamos el hipervolumen gaussiano de cada especie en la plataforma R 3.4.2 (R Core Team 2017) con el paquete *hypervolume* (Blonder et al. 2014; Blonder 2018). Para representar el tamaño y la variación del nicho acústico extrajimos el valor del hipervolumen con la función “get_volume” del paquete *hypervolume*. Sin embargo, debido a la dificultad de representar visualmente el espacio multidimensional calculado, decidimos mostrar una extracción del hipervolumen en una representación de tres dimensiones con las variables que aportaron mayor información para explicar la variación del nicho acústico. Para ello realizamos un análisis de componentes principales (PCA) en R e identificamos las variables que aportan mayor información a los tres componentes principales. Finalmente, realizamos un dendrograma para representar la similitud entre cantos, para lo que se utilizó la distancia euclidiana con la función agrupamiento jerárquico (*hierarchical cluster analysis*, *hclust*). Para el cálculo del ligamiento se utilizó el método de varianza mínima de Ward mediante el paquete *stats* en la plataforma R.

Repartición de frecuencias del canto

Para evaluar si los cantos de las diferentes especies son emitidos en las mismas frecuencias, evaluamos el solapamiento de las mismas. Para ello, seleccionamos las variables de frecuencia promedio y el intervalo de la frecuencia dominante para representar las frecuencias utilizadas por cada especie y un aproximado del espacio de frecuencias en que vocalizan. Posteriormente realizamos gráficos de caja y bigote con dichas variables incluyendo la especie como factor.

Solapamiento del nicho acústico

Para comparar el nivel de superposición de nicho entre los anuros muestreados, calculamos el índice de Czekanowski (Feinsinger et al. 1981), el cual se basa en la comparación de pares de especies. Este índice da un valor que representa el solapamiento medio de todos los posibles pares de especies. Valores cercanos a 0 significan que no hay un uso común del espacio acústico, mientras que un valor de 1 indica una superposición total del nicho (Krebs 1999).

Además del solapamiento medio, calculamos la varianza del solapamiento de pares de especies. Un valor grande de varianza indica que algunos pares de especies tienen un alto solapamiento de nicho y otros tienen muy bajo solapamiento, en relación con el modelo nulo; es decir, si hubiera un grupo de especies cantando en frecuencias altas y otro en frecuencias bajas. Asimismo, realizamos un modelo nulo con base en el algoritmo de aleatorización RA3 propuesto por Winemiller y Pianka (1990). En este algoritmo, los valores en cada fila de la matriz fueron reorganizados al azar. Este procedimiento de aleatorización conserva la amplitud de nicho observada de la especie, pero permite su utilización por cualquiera de los posibles estados de recursos. Estos análisis se hicieron en la plataforma R con el paquete *EcoSimR* (Gotelli et al. 2015).

Resultados

Obtuvimos un total de 366 horas de grabación en los SGA y cuatro horas de grabaciones directas. De éstas se seleccionaron 216 cortes de anuros de los cuales 55 son de *Agalychnis callidryas*; 30 de *A. moreletii*; 29 de *Dendropsophus ebraccatus*; 17 de *Hyalinobatrachium fleischmanni*; 16 de *Lithobates brownorum* en la que identificamos tres tipos de vocalizaciones (3 del tipo 1, 3 del tipo 2 y 10 del tipo 3); 14 de *Tlalocohyla loquax* y 55 de *Craugastor loki*. Cabe mencionar que se observaron cantos que podrían provenir de otras especies del género *Craugastor*; no obstante, como aún no se han realizado los análisis taxonómicos moleculares apropiados, se consideraron como si se tratara de una sola especie. Las especies registradas con los SGA fueron *A. callidryas*, *A. moreletii*, *D. ebraccatus* y *C. loki*. Las especies registradas de manera directa fueron *H. fleischmanni*, *L. brownorum* y *T. loquax*.

Solapamiento espacial

En la zona de bosque tropical perennifolio donde se forma una charca temporal se registró a *A. callidryas*, *A. moreletii*, *D. ebraccatus* y *C. loki*, mientras que en el bosque mesófilo de montaña sólo se registró a *C. loki*. Lo anterior resulta en un índice de Jaccard de 0.25, mostrando una baja similitud de las comunidades de anuros entre las dos zonas.

Solapamiento temporal

Los resultados mostraron que el solapamiento de la actividad acústica a lo largo del año, calculado a partir del índice relativo de abundancia diaria (NAAMP, Tabla 1), fue significativamente mayor a lo esperado, tanto en promedio como en varianza, por lo que la segregación temporal en las vocalizaciones no fue evidente. Todas las especies cantaron durante las lluvias en el mes de mayo, si bien *D. ebraccatus* presentó una muy marcada estacionalidad dejando de cantar de noviembre a abril, lo cual hizo que los valores de solapamiento promedio disminuyeran ligeramente. En la tabla 2 (ver también Fig. A1 del apéndice) se puede observar el solapamiento temporal promedio del nicho acústico de las especies, calculado con el índice de Pianka para cada par de especies por mes. Los resultados del índice mostraron solapamientos temporales altos, en general. Los meses con mayor solapamiento fueron agosto, septiembre y junio, con valores mayores a 0.6. En general, la mayoría de las especies no estuvieron activas acústicamente durante la temporada de sequía en los meses de noviembre a abril.

Solapamiento estructural

Amplitud del nicho acústico

De manera general, las especies presentaron espacios acústicos muy similares (promedio 82.55, $ES = 2.46$), siendo las especies de mayor variación *C. loki*, *A. callidryas* y *D. ebraccatus*, mientras que *L. brownorum* y *T. loquax* fueron las especies cuyas vocalizaciones presentaron la menor variación en el espacio acústico (Fig. 2). Debido a la dificultad de representar visualmente el espacio multidimensional calculado, decidimos mostrar una extracción del hipervolumen en una representación de tres dimensiones con las variables que, de acuerdo a un análisis de componentes principales

Tabla 1. Valores observados y esperados del promedio y varianza de los modelos para evaluar el solapamiento de nicho utilizando el índice de Czekanowski. Primero en el espacio acústico y posteriormente a lo largo de la temporada de muestreo. El valor esperado es calculado a partir 1000 aleatorizaciones con distintos algoritmos (ver Metodología).

Table 1. Observed and expected values of the models' mean and variance to evaluate niche overlapping with Czekanowski index. First in the acoustic space and later throughout the sampling season. Expected values are calculated from 1000 randomizations made with different algorithms (see Methodology).

	Solapamiento temporal de Nicho	Solapamiento de Nicho
Modelo Nulo	RA4	RA3
Sobrelapamiento promedio observado	0.509	0.863
Sobrelapamiento promedio estimado	0.457	0.225
Probabilidad de cola	0.001	0.001
Varianza del sobrelapamiento promedio observado	0.432	0.008
Varianza del sobrelapamiento promedio estimado	0.015	0.041
Probabilidad de cola	0.001	0.03

Tabla 2. Solapamiento temporal promedio del nicho acústico especies de anuros de Nahá calculado con el índice de Pianka por pares de especies y por mes. El valor de cada especie corresponde al promedio del índice de Pianka para cada especie con las restantes en cada mes.

Table 2. Mean temporal overlap of the acoustic niche in anuran species in Nahá, calculated with Pianka's index per pair of species and per month. Each species' value corresponds to the mean of Pianka's index for each species vs the others, in each month.

Mes/Especie	<i>C. loki</i>	<i>A. callidryas</i>	<i>A. moreletii</i>	<i>D. ebbaccatus</i>
Agosto	0.408	0.624	0.610	0.573
Septiembre	0.530	0.643	0.627	0.647
Noviembre	0.395	0.370	0.346	0.000
Diciembre	0.251	0.239	0.239	0.000
Abril	0.117	0.070	0.047	0.000
Mayo	0.415	0.466	0.510	0.263
Junio	0.460	0.650	0.650	0.622

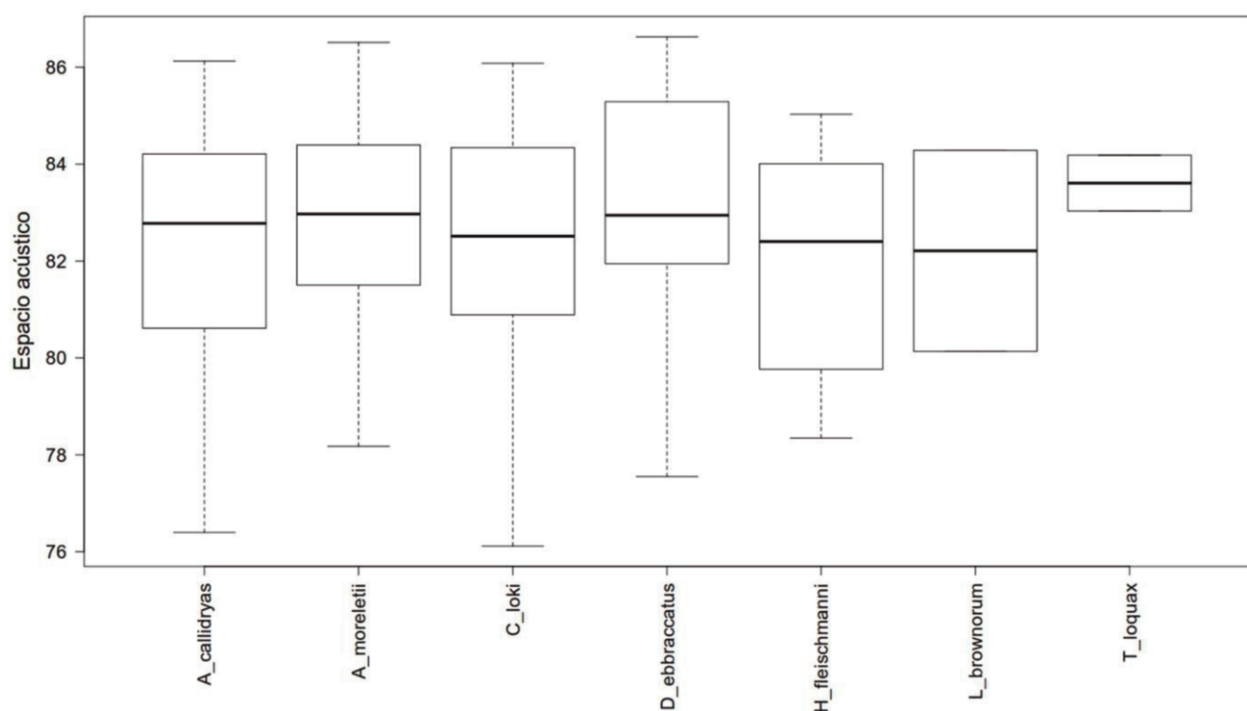


Figura 2. Amplitud del nicho acústico obtenido a partir del hipervolumen estimado mediante 11 variables acústicas sobre la duración, frecuencia y modulación de las vocalizaciones de la comunidad de anuros muestreada en la Reserva de la Biosfera de Nahá, Chiapas.

Figure 2. Acoustic niche amplitude, obtained from the hypervolume estimated by 11 acoustic variables regarding duration, frequency and modulation of the vocalizations of the anuran community in the Nahá, Chiapas Biosphere Reserve.

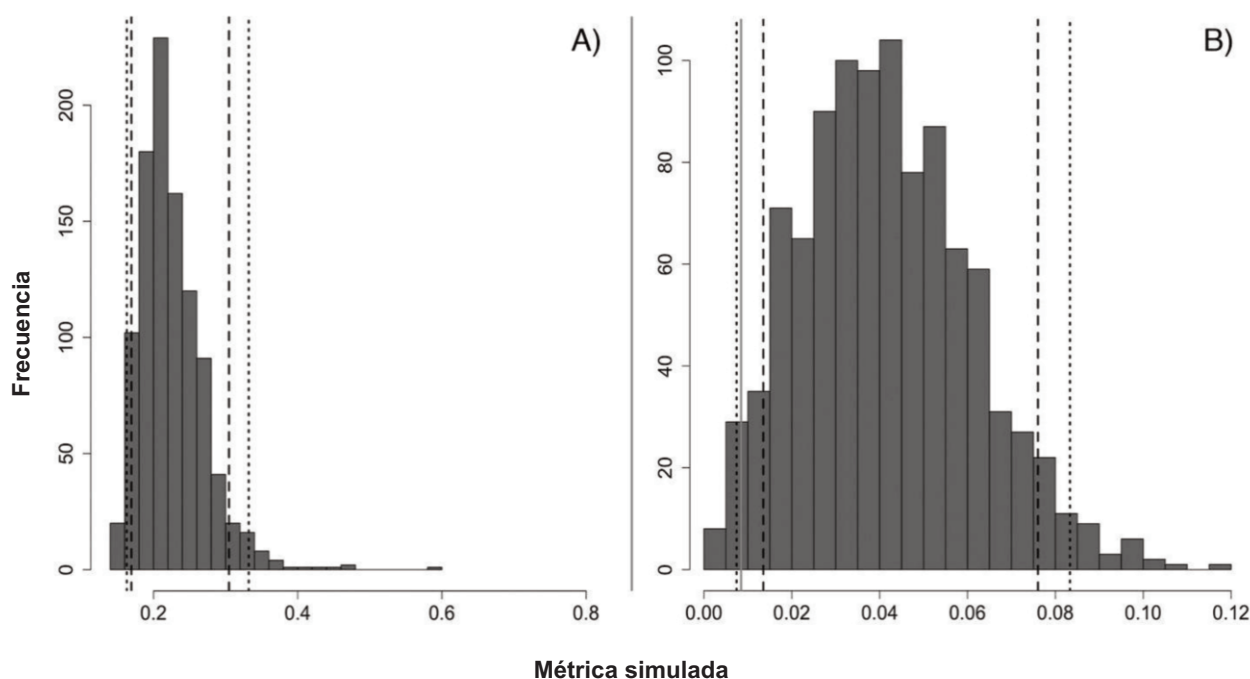


Figura 3. Distribución de frecuencias del modelo nulo. **A)** del solapamiento medio del nicho acústico y **B)** de la varianza de solapamiento esperado al azar entre las especies de anuros muestreadas de Nahá. La línea continua indica el valor medio observado de solapamiento. Asimismo, se muestran los intervalos de confianza de los valores simulados (95%) con líneas punteadas de una cola (intervalos grandes) y dos colas (intervalos pequeños).

Figure 3. Frequency distribution of the null model. **A)** show those of the mean overlap in acoustic niche and **B)** those of the mean overlap variance expected by chance among the sampled anuran species in Nahá. The continuous line shows the mean observed value of overlap. Likewise, the confidence intervals (95%) of the simulated values are shown with one-tailed (big intervals) and two-tailed (small intervals) dotted lines.

(PCA), aportaron mayor información para explicar la variación del nicho acústico. Dichas variables fueron: duración del pulso, número de pulsos por nota e índice de modulación. En la siguiente liga se puede observar una animación en tres dimensiones: http://academicos.fciencias.unam.mx/leticiachoa/grafica_nicho_acustico/

Las especies que emiten cantos con frecuencias más graves (entre 1 y 2 kHz) fueron las dos especies de *Agalychnis* y *L. brownorum*, mientras que cantos con frecuencias entre 2 y 3 kHz fueron emitidos por *D. ebraccatus*, y *T. loquax*. Las frecuencias más agudas (entre 3 y 5 kHz) correspondieron a *C. loki* y *H. fleischmanni* (Apéndice Fig. A2). Los intervalos de frecuencia en general fueron muy similares para la mayoría de las especies, con rangos de 0.5 a 1 kHz y de 2 kHz para *D. ebraccatus*. Cabe mencionar que, tanto *C. loki* como *D. ebraccatus*, mostraron una mayor variación en el intervalo ocupado para vocalizar (Apéndice Fig. A3).

Los resultados del agrupamiento de acuerdo a las características acústicas muestran que las dos especies de *Agalychnis* y *L. brownorum* se agrupan en un solo grupo, aunque se puede observar que ésta última presenta diferencias con las primeras. Los otros dos grupos estuvieron formados por los hílidos (*D. ebraccatus* y *T. loquax*) y por *C. loki* y *H. fleischmanni* (Apéndice Fig. A4).

Solapamiento del nicho acústico

De acuerdo con el índice de Czekanowski, el promedio de solapamiento acústico de la comunidad de anuros de Nahá fue de 0.863 (Fig. 3B). Este valor fue significativamente mayor que lo esperado por azar, al compararse con el modelo nulo que estimó un valor promedio simulado de 0.225 ($p = 0.001$). Las especies de la comunidad muestreada tienen un solapamiento acústico muy alto. La varianza media observada de la comunidad (0.008) fue significativamente menor que la esperada (0.041), lo cual indica que hay una alta variación en el solapamiento del nicho acústico de las especies ($p = 0.03$; Fig. 3A).

Discusión

Las especies registradas por los SGA presentan un patrón fenológico identificable, donde los resultados del análisis de solapamiento temporal (diario) muestran un valor medio, que indican que no hay partición temporal (e.g. Villanueva-Rivera 2014), y los resultados por mes muestran gran variación a lo largo del año. Donde hay valores altos de solapamiento es en los meses que corresponden a la temporada de lluvias y de reproducción, y los valores bajos de solapamiento corresponden a la temporada fría y de secas. La variación en la actividad acústica de los anfibios es conocida desde hace mucho tiempo (Wells 2007), y recientemente se ha sugerido que el desencadenamiento de esta actividad se debe a relaciones complejas entre los factores climáticos y el fotoperiodo, que regula procesos internos (Schalk y Saenz 2016; Mohun y Davies 2019).

La variación de la amplitud del nicho acústico entre las especies de anuros estudiados fue pequeña, es decir, los hipervolúmenes totales del nicho acústico se solapan ampliamente y no se observaron diferencias significativas, lo cual puede estar indicando una selección para toda la comunidad de un espacio acústico restringido (e.g. Sinsch et al. 2012). Este solapamiento grande en el espacio acústico puede sugerir que no necesariamente hay una tendencia a la especialización en el uso del espacio acústico por parte de las especies. Esto se ha explicado a través de las limitaciones físicas, ecológicas y fisiológicas comunes, como el tamaño corporal, el requerimiento de los cuerpos de agua para la reproducción y humedad relativa alta del aire para minimizar la pérdida de agua por evaporación. No obstante, nuestros resultados muestran que, aunque hay un gran solapamiento en el volumen del nicho acústico, sí parece haber una especialización en la frecuencia dominante (ver más adelante). Lima et al. (2019) sugieren que el alto nivel de solapamiento de nichos puede deberse a un bajo nivel de simpatria entre las especies. Esto concuerda con nuestros resultados ya que nuestras zonas mostraron una baja similitud en la di-

versidad de anuros entre sí y esto podría propiciar que las especies no tengan que ajustar sus nichos acústicos.

En Nahá, Chiapas se han reportado 27 especies de anuros (Sánchez-Ochoa *com. pers.*) de las cuales nosotros registramos 7, lo cual representa menos de la tercera parte de las especies. Esto puede deberse a que la mayoría de las especies fueron registradas únicamente a través del sistema de grabación automático (SGA), compuesto por dos grabadoras que no cubren todos los hábitats de la zona. Es importante mencionar que la grabadora de la poza temporal se colocó en una zona conservada. Asimismo, se decidió específicamente no colocar los SGA en sitios cercanos a cuerpos de agua en movimiento para minimizar el ruido de fondo en las grabaciones lo que pudo tener un efecto en la detección de algunas especies, ya que se sabe, por trabajos previos (Ochoa-Ochoa y Whittaker 2014) que algunas especies registradas sólo se encuentran en o cerca de hábitats riparios (e.g., especies de los géneros *Ptychohyla*, *Bromelohyla*, *Plectrohyla*). Debido a esto, somos conscientes que sólo estamos registrando el ensamble de la zona de manera parcial. No obstante, dado que estas últimas especies tienen necesidades distintas para reproducirse, no necesariamente conviven con las demás al momento de los llamados de cortejo. Por esta razón, suponemos que entre la comunidad que muestreemos, la comunidad de pozas temporales en espacios abiertos, la comunidad riparia y la comunidad de cuerpos permanentes de agua no existen presiones selectivas que lleven a una repartición del espacio acústico, ya que no hay evidencia de que presenten interacciones directas (Hardin 1960; Tilman 2004). *Craugastor loki* fue la única especie compartida entre los dos sitios donde se establecieron las grabadoras. No obstante, es importante enfatizar que en el sitio de bosque mesófilo no se formó una poza temporal y que las ranas del género *Craugastor* no requieren de cuerpos de agua para reproducirse, por lo cual pueden dispersarse completamente en el paisaje y reproducirse en sitios donde haya suficiente humedad en el suelo (Wells 2007). En este caso, tenemos indicios que sugieren que podría tratarse de 5 especies de *Craugastor*.

Es interesante resaltar que la comunidad de anuros de Nahá presentó un alto solapamiento de nicho en el espacio acústico y significativamente mayor de lo esperado al azar. No obstante, los resultados muestran que hay una mayor varianza de la esperada, por lo que se deduce una diferenciación de nicho dentro del ensamble de especies (Inger y Colwell 1977), es decir, que algunas especies cantan primordialmente en frecuencias altas y otras en frecuencias bajas (Apéndice Fig. A2). Esto sugiere que podría existir un mecanismo de discriminación acústica entre las especies. Si la mayoría de las especies aún perteneciendo a familias distintas vocalizan en frecuencias similares, es altamente probable que para ese tipo de vocalizaciones y frecuencias sean las que mejor se transmiten en esa área con esas condiciones ambientales. Sin embargo, sí existe una diferencia entre las frecuencias dominantes promedio que utilizan la mayoría de las especies que registramos. Por ello, consideramos que la discriminación entre especies podría estar relacionada a esta variable y/o a la estructura o número de pulsos que emite cada especie. Esto sugiere que, para evitar que sus vocalizaciones sean enmascaradas por las de otras especies presentes, la frecuencia dominante promedio puede actuar como un mecanismo de reconocimiento específico en la comunidad. Aparentemente, el número de pulsos por nota y la tasa de pulsos por nota permiten discriminar entre especies, ya que, en la temporada del inicio de las lluvias (en el mes de mayo), todas las especies presentaron una alta actividad vocal. Este resultado se puede explicar por la hipótesis llamada “sensory drive” (Endler 1992), la cual propone que los mecanismos para detectar y discriminar las señales, así como la estructura misma de las señales, se modifican para transmitirse mejor en el hábitat y facilitar la comunicación (Endler 1992).

Se ha observado que la dimensión acústica menos limitada es la estructura de las llamadas de anuncio, que se selecciona por su singularidad entre las especies sintópicas y determina el éxito reproductivo entre los conespecíficos (e.g. Schneider y Snisch 2007). Aunque este no parece ser el caso de los anuros de Nahá, puede

ser que existan variables determinantes en la detección interespecífica que no estemos tomando en cuenta o que se oscurezcan cuando se toman en conjunto con otras variables (e.g., la frecuencia dominante). Sin embargo, es posible que la variación en un solo aspecto de las vocalizaciones sea suficiente para que los conespecíficos se reconozcan (e.g. Nelson 1989).

Nuestros resultados coinciden con hipótesis de las redes complejas de comunicación (Tobias et al. 2014), que propone que, en lugar de que las especies que se encuentran en los mismos sitios muestren particiones temporales, espaciales o acústicas, la comunicación social entre especies aparentemente “competidoras” se puede organizar en grupos de señalización o redes de comunicación. Este concepto se ha utilizado para las parvadas mixtas de alimentación en aves, pero no había sido propuesto para anfibios. Así mismo coincide con la hipótesis de adaptación acústica al hábitat y sensory drive, que sugieren que especies comunicándose en el mismo tipo de hábitat presentarán una convergencia en sus señales dado que están sujetas a las mismas presiones selectivas para transmitir con mayor eficiencia sus señales en el mismo medio o hábitat (Morton 1975; Endler 1992).

Sabemos que existe un claro patrón fenológico en la comunidad estudiada dadas las condiciones climáticas de la zona donde existe un periodo claro de lluvias, junio a septiembre, y una clara época de secas de enero a mediados de mayo (Figueroa-Huitrón et al. 2020), por lo cual la variación temporal en la actividad es esperada, si bien, no obstante, esta variación enmascara el solapamiento temporal. Lo que no fue esperado fue el alto solapamiento estructural, aunque la repartición del espacio acústico parece estar dada por frecuencia dominante de sus vocalizaciones.

Probablemente exista una ventaja evolutiva entre el solapamiento acústico que, aunque podría sugerir competencia, representa al mismo tiempo protección contra depredadores, por lo que las redes de comunicación podrían representar mejor la utilización del espacio acústico. Por ejemplo, las especies *Agalychnis callidryas* y *A. moreletii*, muestran un solapamiento temporal constante, es decir cuando una especie canta, también lo hacen la otra. En un trabajo previo, utilizando modelos generalizados de efectos mixtos, observamos que la intensidad de canto de *A. callidryas* y *A. moreletii* estaba relacionada positiva y significativamente con variables ambientales o la temporada del año (Figueroa-Huitrón et al. 2020). Además, se ha observado que ambas especies pertenecen a un clado monofilético (dentro del género) con alto soporte (Gomez-Mestre et al. 2008), lo cual indica que tal vez exista un desencadenamiento de llamado que cuando una especie canta, la otra también, basado en la ventaja evolutiva (*trade-off*) mencionada anteriormente.

La hipótesis de partición de nicho acústico se cumple solo en las frecuencias dominantes, pero no en la parte estructural ni en la temporal. Finalmente, se ha dicho que en comunidades perturbadas se reduce el número de funciones (*traits*), especialmente de funciones raras, es decir se pierden las especies especialistas, quedando sólo las generalistas (Nowakowski et al. 2017). En el caso particular de Nahá, este no parece ser el caso, puesto que es una reserva de la Biosfera, donde si bien existe un manejo del paisaje por parte la comunidad humana que ahí habita, como sucede en otras áreas protegidas mexicanas, la cobertura vegetal se ha conservado y los SGA se colocaron en lugares con vegetación conservada. Será interesante estudiar otras comunidades, perturbadas y no perturbadas y explorar cómo se reparten el espacio acústico para poder poner a prueba esta hipótesis.

Contribución de los autores

Leticia Ochoa: Conceptualización, Metodología, Análisis, Redacción – Revisión y edición. Marco Ortiz: Investigación, Análisis formal, Redacción – borrador inicial y revisión. César Ríos: Investigación, Redacción – borrador inicial y revisión. Ricardo Figueroa: Curaduría de datos, Redacción – borrador inicial y revisión.

Agradecimientos

El desarrollo de este artículo fue apoyado por el programa UNAM-DGAPA-PAPIIT, proyecto IA206518. Agradecemos los comentarios hechos por dos revisores anónimos y a Diego Llusia que nos permitieron mejorar el presente trabajo.

Referencias

- Araya-Salas, M., Smith-Vidaurre, G. 2017. WarbleR: An R Package to Streamline Analysis of Animal Acoustic Signals. *Methods in Ecology and Evolution* 8: 184-91.
- Bee, M.A., Cook, J.M., Love, E.K., O'Bryan, L.R., Pettitt, B.A., Schrode, K., Vélez, A. 2010. Assessing acoustic signal variability and the potential for sexual selection and social recognition in boreal chorus frogs (*Pseudacris maculata*). *Ethology* 116(6): 564-576.
- Bee, M.A., Suyesh, R., Biju, S.D. 2013. The vocal repertoire of *Pseudophilautus kani*, a shrub frog (Anura: Rhacophoridae) from the Western Ghats of India. *Bioacoustics* 22(1): 67-85.
- Blonder, B. 2018. Hypervolume concepts in niche- and trait-based ecology. *Ecography* 41(9): 1441-1455.
- Blonder, B., Lamanna, C., Violle, C., Enquist, B.J. 2014. The n-dimensional hypervolume. *Global Ecology and Biogeography* 23(5): 595-609.
- Boquimpani-Freitas, L., Marra, R.V., Van Sluys, M., Rocha, C.F.D. 2007. Temporal niche of acoustic activity in anurans: Interspecific and seasonal variation in a neotropical assemblage from south-eastern Brazil. *Amphibia Reptilia* 28(2): 269-276.
- Chase, J.M., Leibold, M.A. 2003. *Ecological niches: linking classical and contemporary approaches*. University of Chicago Press, Chicago, Estados Unidos.
- CONANP 2006. *Programa de conservación y manejo Área de Protección de Flora y Fauna Nahá*. Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas. México D.F., México. Disponible en: https://simec.conanp.gob.mx/pdf_libro_pm/68_libro_pm.pdf
- Crump, M.L. 2009. Amphibian diversity and life history. En: Dodd, C. K. (ed.) *Amphibian Ecology and Conservation: A Handbook of Techniques*, pp. 3-19. Oxford University Press, Oxford, Reino Unido.
- Dormann, C.F., Elith, J., Bacher, S., Buchmann, C., Carl, G., Carré, G., Marquéz, J.R.G., et al. 2013. Collinearity: A review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. *Ecography* 36(1): 027-046.
- Endler, J.A. 1992. Signals, Signal Conditions, and the Direction of Evolution. *The American naturalist* 139: S125-S153.
- Erdtmann, L., Amézquita, A. 2009. Differential evolution of advertisement call traits in dart-poison frogs (Anura: Dendrobatidae). *Ethology* 115(9): 801-811.
- Farina, A. 2018. Ecoacoustic Codes and Ecological Complexity. *Biosystems* 164: 147-54.
- Feinsinger, P., Spears, E.E., Poole, R.W. 1981. A Simple Measure of Niche Breadth. *Ecology* 62(1): 27-32.
- Figuerola-Huitrón, R., Ochoa-Ochoa, L.M., Sánchez-Ochoa, D. 2020. Calling phenology of four anurans in tropical Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 91(3): e912945.
- Gerhardt, H.C. 2013. Geographic variation in acoustic communication: Reproductive character displacement and speciation. *Evolutionary Ecology Research* 15(6): 605-632.
- Gingras, B., Boeckle, M., Herbst, C.T., Fitch, W.T. 2013. Call acoustics reflect body size across four clades of anurans. *Journal of Zoology* 289(2): 143-150.
- Gomez-Mestre, I., Wiens, J.J., Warkentin, K.M. 2008. Evolution of adaptive plasticity: Risk-sensitive hatching in neotropical leaf-breeding treefrogs. *Ecological Monographs* 78(2): 205-224.
- Gotelli, N.J., Hart, E.M., Ellison, A.M. 2015. *Co-occurrence analysis*. EcoSim R. Disponible en: <https://cran.microsoft.com/web/packages/EcoSimR/vignettes/CoOccurrenceVignette.html>
- Haddad, C.F.B., Prado, C.P.A. 2005. Reproductive Modes in Frogs and Their Unexpected Diversity in the Atlantic Forest of Brazil. *BioScience* 55(3): 207-2017.
- Hardin, G. 1960. The competitive exclusion principle. *Science* 131(3409): 1292-1297.
- Hartmann, M.T., Hartmann, P. a, Haddad, C.F.B. 2010. Reproductive modes and fecundity of an assemblage of anuran amphibians in the Atlantic rainforest, Brazil. *Iheringia. Série Zoologia* 100(3): 207-215.
- Holt, R.D. 2009. Bringing the Hutchinsonian niche into the 21st century: Ecological and evolutionary perspectives. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106(Supplement 2): 19659-19665.
- Hutchinson, G.E. 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology* 22: 415-427.
- Inger, R.F., Bacon Jr., J.P. 1968. Annual reproduction and clutch size in rain forest frogs from Sarawak. *Copeia* 1968: 602-606.
- Inger, R.F., Colwell, R.K. 1977. Organization of Contiguous Communities of Amphibians and Reptiles in Thailand. *Ecological Monographs* 47(3): 229-253.
- Krause, B.L. 1993. The Niche Hypothesis: a virtual symphony of animal sounds, the origins of musical expression and the health of habitats. *The Soundscape Newsletter* 6: 6-10.
- Krebs, C.J. 1999. *Ecological Methodology*, 2nd ed. Benjamin Cummings. Menlo Park, CA, Estados Unidos. 620p.
- Lima, M.S.C.S., Pederassi, J., Pineschi, R.B., Barbosa, D.B.S. 2019. Acoustic niche partitioning in an anuran community from the municipality of Floriano, Piauí, Brazil. *Brazilian Journal of Biology* 79(4): 566-576.
- MacArthur, R., Levins, R. 1967. The Limiting Similarity, Convergence, and Divergence of Coexisting Species. *The American Naturalist* 101(921): 377.
- Mohun, S.M., Davies, W.I.L. 2019. The evolution of amphibian photoreception. *Frontiers in Ecology and Evolution* 7: 1-12.
- Morton, E.S. 1975. Ecological Sources of Selection on Avian Sounds. *The American Naturalist* 109(965): 17-34.
- Narins, P.M., Feng, A.S., Fay, R.R., Popper, A.N. 2007. *Hearing and Sound Communication in Amphibians*. Narins, P. M., Feng, A. S., Fay, R. R., Popper, A. N. (eds.), Springer, New York, NY, Estados Unidos.
- Nelson, D.A. 1989. The Importance of Invariant and Distinctive Features in Species Recognition of Bird Song. *The Condor* 91(1): 120-130.
- Nowakowski, A.J., Thompson, M.E., Donnelly, M.A., Todd, B.D. 2017. Amphibian sensitivity to habitat modification is associated with population trends and species traits. *Global Ecology and Biogeography* 26(6): 700-712.
- Ochoa-Ochoa, L.M., Whittaker, R.J. 2014. Spatial and temporal variation in amphibian metacommunity structure in Chiapas, Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 30: 537-549.
- Panhuis, T.M., Butlin, R., Zuk, M., Tregenza, T. 2001. Sexual selection and speciation. *Trends in Ecology and Evolution* 16(7): 364-371.
- Pritchard, J.R., Schluter, D. 2001. Declining interspecific competition during character displacement: Summoning the ghost of competition past. *Evolutionary Ecology Research* 3(2): 209-220.
- R Core Team. 2017. R: A Language and Environment for Statistical Computing. *R Foundation for Statistical Computing Vienna Austria*. Disponible en: <https://www.r-project.org/>
- Ricklefs, R.E. 2010. Evolutionary diversification, coevolution between populations and their antagonists, and the filling of niche space. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 107(4): 1265-1272.
- Ricklefs, R.E., Cochran, D., Pianka, E.R. 1981. A morphological analysis of the structure of communities of lizards in desert habitats. *Ecology* 62(6): 1474-1483.
- Schneider, H., Snisch, U. 2007. Contributions of Bioacoustics to Taxonomy of the Anura. *Amphibian Biology* 7: 2892-2932.
- Schoener, T.W. 2011. The newest synthesis: Understanding the interplay of evolutionary and ecological dynamics. *Science* 331(6016): 426-429.
- Schalk, C.M., Saenz, D. 2016. Environmental drivers of anuran calling phenology in a seasonal Neotropical ecosystem. *Austral Ecology* 41(1): 16-27.
- Sinsch, U., Lümekemann, K., Rosar, K., Schwarz, C., Dehling, J.M. 2012. Acoustic Niche Partitioning in an Anuran Community Inhabiting an Afrotropical Wetland (Butare, Rwanda). *African Zoology* 47(1): 60-73.

- Tilman, D. 2004. Niche tradeoffs, neutrality, and community structure: A stochastic theory of resource competition, invasion, and community assembly. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 101(30): 10854-10861.
- Tobias, J.A., Planqué, R., Cram, D.L., Seddon, A.N. 2014. Species interactions and the structure of complex communication networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 111(3): 1020-1025.
- Villanueva-Rivera, L.J. 2014. *Eleutherodactylus* frogs show frequency but no temporal partitioning: Implications for the acoustic niche hypothesis. *PeerJ* 2: e496.
- Wells, K.D. 2007. *The Ecology and Behavior of Amphibians*. University of Chicago Press, Chicago, USA.
- Weir, A., Linda, A., Andrew, J., Robin, E. 2005. Modeling Anuran Detection and Site Occupancy on North American Amphibian Monitoring Program (NAAMP) Routes in Maryland. *Journal of Herpetology* 39(4): 627-639.
- Winemiller, K.O., Pianka, E.R. 1990. Organization in Natural Assemblages of Desert Lizards and Tropical Fishes. *Ecological Monographs* 60(1): 27-55.
- Zuur, A.F., Ieno, E.N., Elphick, C.S. 2010. A Protocol for Data Exploration to Avoid Common Statistical Problems: Data Exploration. *Methods in Ecology and Evolution* 1(1): 3-14.

Apéndice

Tabla A1. Descripción de las propiedades medidas en las vocalizaciones.
Table A1. Description of the measured characteristics in the vocalizations.

Número de medida	Propiedad	Descripción
1	Duración de la vocalización (ms)	Tiempo entre el inicio del primer pulso y el término del último pulso
2	Tiempo de ascenso de la vocalización (ms)	Tiempo entre el inicio del primer pulso y el inicio del pulso de máxima amplitud
3	Tiempo de descenso de la vocalización (ms)	Tiempo entre el inicio del pulso de máxima amplitud y el término del último pulso
4	Pulsos por vocalización	Número de pulsos en una vocalización
5	Tasa de pulsos (pulsos/s)	Número de pulsos menos 1, dividido entre el tiempo entre el inicio del primer pulso y el inicio del último pulso
6	Duración del pulso (ms)*	Tiempo entre el inicio y el término del pulso
7	Tiempo de ascenso del pulso (ms)*	Tiempo entre el inicio del pulso y el pico de máxima amplitud
8	Tiempo de descenso del pulso (ms)*	Tiempo entre el pico de máxima amplitud y el término del pulso
9	Frecuencia dominante de la vocalización (KHz)	Máxima frecuencia de la vocalización
10	Tiempo de entropía (s)	Duración de la parte modulada
11	Frecuencia dominante promedio (kHz)	Promedio de la frecuencia dominante a lo largo de la vocalización
12	Frecuencia intercuartil (kHz)	Mide el intervalo de frecuencia entre el primer y tercer cuartil del intervalo total de frecuencia de la vocalización
13	Intervalo de frecuencia dominante (kHz)	Mide el intervalo entre la frecuencia mínima y máxima de la vocalización
14	Planitud espectral	Mide la modulación de la vocalización (0 = tonos puros o “planos”, 1 = alta modulación)
15	Índice de modulación	La diferencia absoluta acumulativa entre mediciones adyacentes de frecuencias dominantes divididas por el intervalo de frecuencia dominante. 1 significa que la señal no está modulada

* Se midieron en el pulso de máxima amplitud de la vocalización.

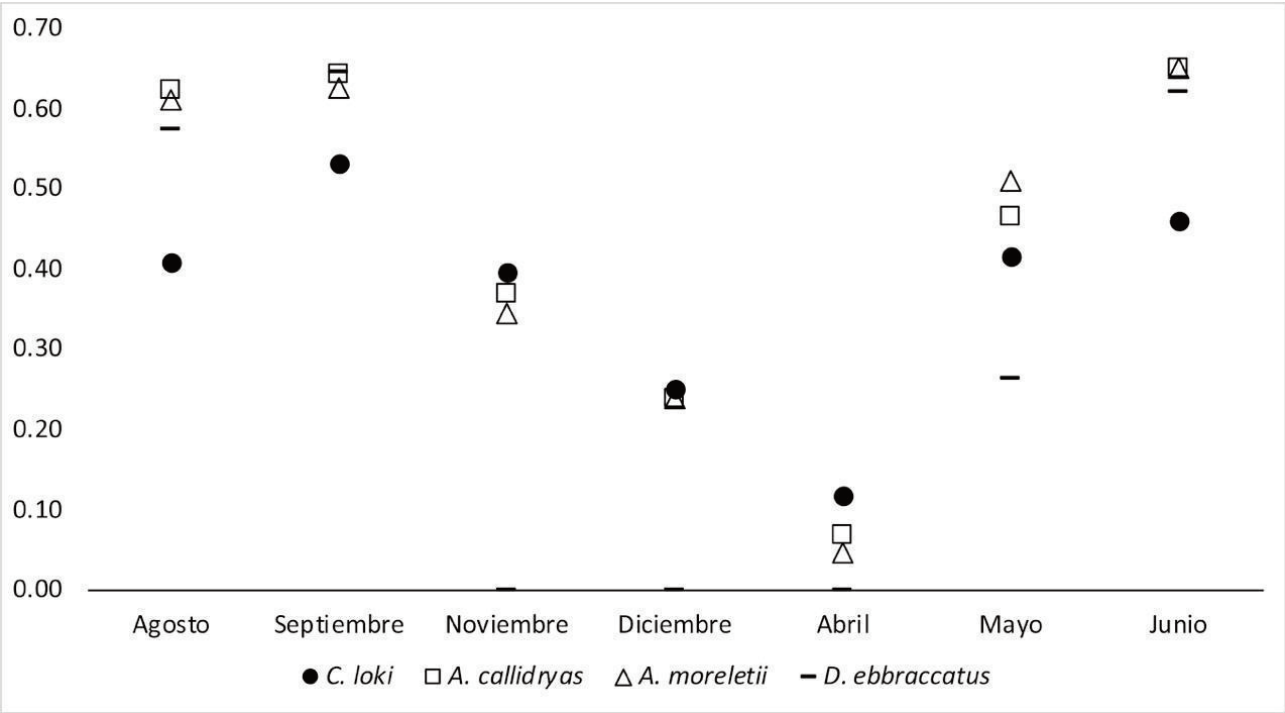


Figura A1. Solapamiento temporal del nicho acústico de las especies de anuros muestreados en la Reserva de la Biosfera de Nahá, Chiapas.
Figure A1. Temporal overlap of the acoustic niche of the anuran species sampled in Nahá, Chiapas Biosphere Reserve.

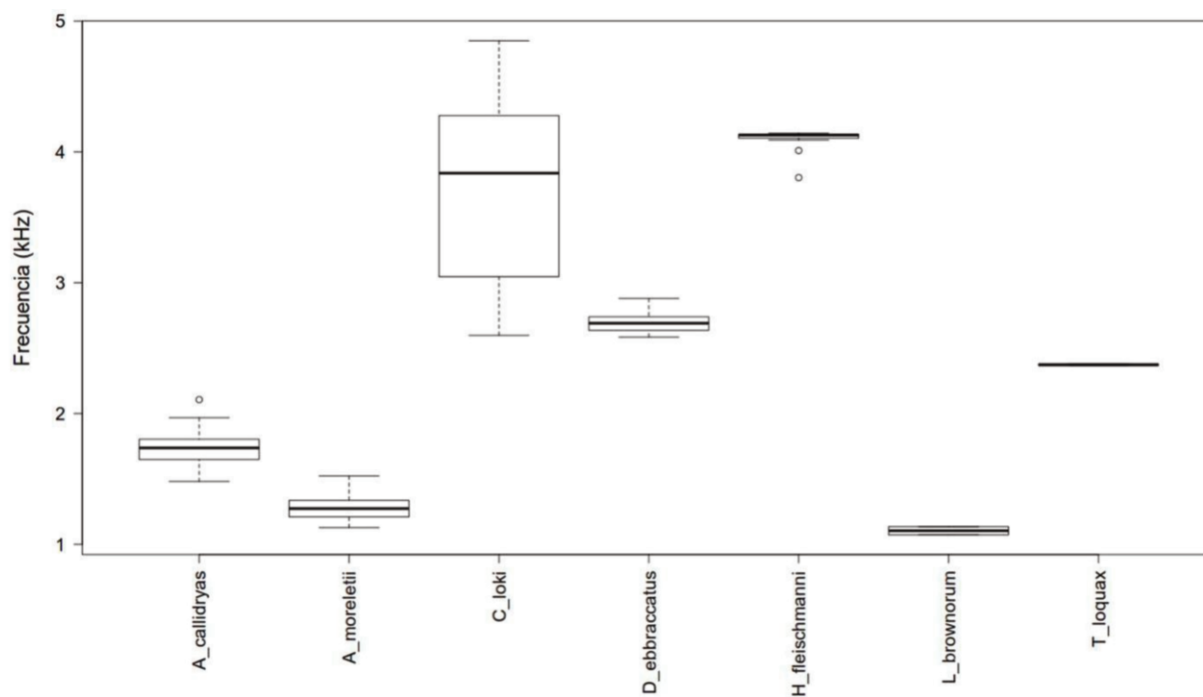


Figura A2. Frecuencia dominante promedio de las especies de anuros muestreados en la Reserva de la Biosfera de Nahá, Chiapas.

Figure A2. Mean dominant frequency of the anuran species sampled in Nahá, Chiapas Biosphere Reserve

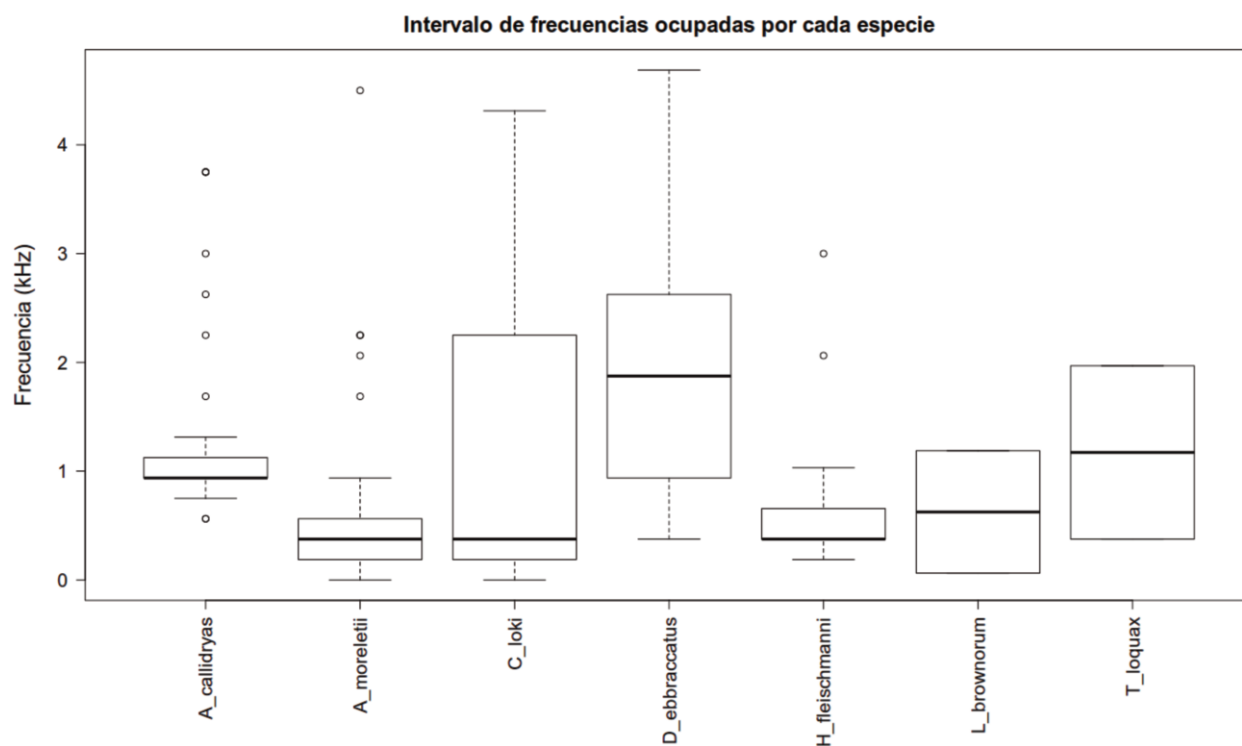


Figura A3. Intervalos de frecuencia de las especies de anuros muestreados en la Reserva de la Biosfera de Nahá, Chiapas.

Figure A3. Frequency intervals of the anuran species sampled in Nahá, Chiapas Biosphere Reserve.

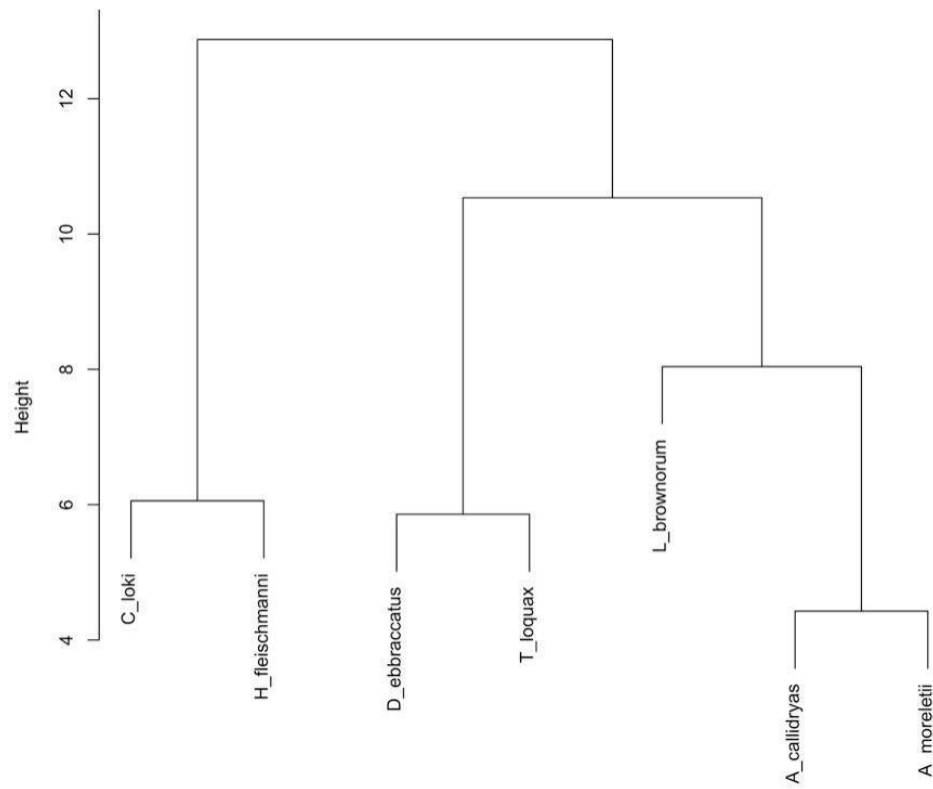


Figura A4. Dendrograma de la similitud del nicho acústico de la comunidad de anuros muestreada en la Reserva de la Biosfera de Nahá, Chiapas.

Figure A4. Acoustic niche dendrogram of similitude of the anuran species sampled in Nahá, Chiapas Biosphere Reserve.